

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Botanika



Bc. Marie Pospíšková

Lesní vegetace východního Polabí v polovině 20. století a dnes

Forest vegetation in Eastern Elbe Basin in the mid-20th century and today

Diplomová práce

Školitel: Mgr. et MgA. Radim Hédľ, Ph.D.

Praha, 2014

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 14.08.2014

Podpis

Poděkování

Děkuji všem, kteří mě podpořili v souvislosti s touto prací. Především pak členům oddělení geobotaniky, kteří mi nejen na poseminářích poskytli cenné rady, zkušenosti, zpětnou vazbu i podporu.

Jmenovitě děkuji školiteli Radimu Hédlovi za cennou pomoc, trpělivost a hlavně pevné nervy; Romaně Prausové a Miroslavu Mikeskovi za velmi cennou pomoc s terénní prací; Janu Smyčkovi za cenné konzultace a všestrannou podporu; rodičům za technickou, psychickou i materiální podporu ve všech fázích studia.

Abstrakt

Práce popisuje změnu vegetace opadavých lesů ve východním Polabí mezi obdobími 1958–1968 a 2011–2013. Důraz je kladen na bylinné patro. Z nížinných lesů mírného pásu Evropy a Severní Ameriky jsou dokumentovány posuny vegetace k eutrofnější a mezičtější, způsobené převážně změnou lesního hospodaření a depozicí atmosférických sloučenin, z některých území také vlivem zvěře. Výzkum probíhal metodou opakování fytocenologických snímků. Jako referenční data byly použity snímky ze 190 lesnických typologických ploch, poskytnuté Ústavem pro hospodářskou úpravu lesů, které se podařilo velmi přesně lokalizovat – ve 43 % případů byla dohledána původní půdní sonda. Zjištěn byl posun vegetace směrem k náročnější na živiny, stínomilnější a vlhkomilnější; vegetace se částečně ruderalizovala. K tomuto posunu dochází na úrovni jednotlivých druhů, jejich společenstev i fytocenologických svazů. Bioindikačně bylo zjištěno také zvýšení pH půdy. Výrazně se zvýšila pokryvnost keřového patra a semenáčků dřevin. Dále byla prokázána biotická homogenizace vegetace bylinného patra. Celkový počet druhů a druhová bohatost na plochách se však nezměnily. Zjištěné změny pravděpodobně souvisí s atmosférickou depozicí sloučenin dusíku a extenzifikací lesního hospodaření: v lesích se hromadí biomasa a živiny, hlavně dusík. Na podsouboru ploch ležících v oborách se vegetace také posunula směrem k eutrofnější, ale nedošlo k zvlhčení a zastínění. Naopak plochy v oborách jsou velmi světlé v porovnání s plochami mimo obory a chybí na nich keřové patro. Vliv oborního chovu zvěře na vegetaci je výrazný, v oborách došlo k částečně odlišným změnám lesní vegetace a prostředí než v lesích mimo obory.

Abstract

This thesis describes the shift in vegetation of broadleaf forests in eastern part of the Elbe River Basin between 1958–1968 and 2011–2013. It emphasizes the understorey vegetation. From lowland woodlands in other temperate regions in Europe and North America changes towards eutrophic and mesophytic vegetation are documented, specifically driven by changes in forest management and by atmospheric depositions; in some localities the game impact can be also important. The data were obtained by sampling 190 typological semi-permanent plots, which were precisely located – in 43% the original soil pit was found. The vegetation on study sites shifted towards nutrient-demanding, shade-adapted species, it was partly ruderalized. These changes can be seen on the level of species and communities as well as on phytosociological level. Increase of soil pH and moisture was discovered using Ellenberg indicator values. The number of seedlings and cover of shrubs also increased significantly. Homogenization of sites was significant as well although total number of species and alpha-diversity remained unchanged. These changes are probably caused by changes in forest management and by atmospheric depositions of nitrogen. On subset of plots in game-preserves the vegetation also demonstrated eutrophication but no increase in shade and moisture. Apparently the game-preserves have very important influence on vegetation and its change. The influence of game outside preserves is supposedly low although numbers of ungulates are growing.

Obsah

1	Úvod	7
1.1	Nížinné lesy a jejich charakteristika	8
1.2	Změny prostředí nížinných lesů a jejich důsledky pro vegetaci	8
1.2.1	Lesní hospodaření a jeho změny	9
1.2.2	Důsledky změn hospodaření na vegetaci	12
1.2.3	Změny počtu a složení velkých herbivorů	14
1.2.4	Eutrofizace a její vliv na vegetaci	16
1.2.5	Acidifikace a její vliv na vegetaci	17
1.2.6	Biologické invaze	17
1.2.7	Klimatická změna	18
1.2.8	Změny druhového bohatství a homogenizace vegetace	18
1.3	Metody studia dlouhodobých změn vegetace	20
1.3.1	Opakované vegetační plochy	20
1.4	Cíle práce	22
2	Metodika	23
2.1	Charakteristika studovaného území	23
2.1.1	Výběr území	24
2.1.2	Zvěř ve studovaném území	25
2.2	Referenční data a jejich výběr	26
2.3	Terénní práce	27
2.4	Editace vegetačních dat	30
2.5	Statistické analýzy	31
2.5.1	Klasifikace vegetace	31
2.5.2	Ordinace vegetace	32
2.5.3	Zastoupení druhů	32
2.5.4	Diverzita vegetace	32
2.5.5	Podmínky prostředí	33

2.5.6	Vliv obor	33
3	Výsledky	34
3.1	Posun ve vegetačních typech	34
3.2	Změna druhového složení	35
3.3	Změna diverzity	40
3.4	Změna podmínek prostředí	44
3.5	Vliv obor na změny vegetace.....	47
3.5.1	Změna druhového složení v oborách a v jejich okolí.....	48
3.5.2	Změna diverzity v oborách	51
3.5.3	Změna prostředí v oborách a jejich okolí.....	53
4	Diskuse.....	58
4.1	Omezení použitých dat a metod.....	58
4.1.1	Referenční data, jejich výhody a omezení	58
4.1.2	Lokalizace ploch	59
4.1.3	Další zdroje zkreslení výsledků	60
4.2	Změny vegetace a jejich příčiny	61
4.2.1	Posun vegetačních typů.....	61
4.2.2	Změna druhového složení	62
4.2.3	Změna diverzity – druhová bohatost a homogenizace	63
4.2.4	Změny prostředí	65
4.2.5	Vliv obor na změnu vegetace.....	67
4.2.6	Možné příčiny sledovaných změn.....	69
5	Závěr	72
6	Použitá literatura	73
7	Přílohy.....	83

1 Úvod

Vegetace se mění na různých časových i prostorových škálách ve všech terestrických ekosystémech Země. Některé změny jsou součástí přírodních procesů (krátkodobých, dlouhodobých či cyklických), některé jsou přímým nebo zprostředkovaným důsledkem lidské činnosti. V poslední době se změnám způsobeným člověkem věnuje stále větší pozornost, protože se má za to, že vliv těchto změn na výslednou podobu ekosystému roste v souvislosti se změnami v lidské společnosti, rozvojem průmyslu, dopravy a dalších odvětví lidské činnosti. Zvláště stojí za pozornost změny, které jsou způsobené lidskou činností, ale nejsou s ní na první pohled spojovány. Pozorováním změn v přírodě a vkládáním těchto poznatků do širších souvislostí můžeme pochopit probíhající procesy a jejich příčiny, což nám následně umožní případně zvolit vhodné strategie managementu a ochrany zájmových území a druhů (Hierl et al. 2008).

V této práci jsem se zaměřila na výzkum dlouhodobých změn vegetace nížinných lesů, zájmovým územím jsou teplomilné lesy východního Polabí. Systematické změny v opadavých temperátních lesích jsou dokumentovány z různých oblastí Evropy (např. Van Calster et al. 2007; Keith et al. 2009; Falkengren-Grerup 1995) i Severní Ameriky (Woods 2000; Rogers et al. 2008). Mnohé z těchto studií zmiňují potřebu dalších výzkumů a odhalení regionálních specifíků a procesů, aby bylo následně možné interpretovat obecné trendy. Přesto ze současných studií vyplývá, že pro charakter posunu vegetace je důležitý vliv současného a historického hospodaření, atmosférické depozice, vliv zvěře, biologické invaze a možná i klimatická změna.

Sledování dlouhodobých změn vegetace přináší mnohé metodické problémy, například nedostatek dostatečně dobře lokalizovaných historických dat v dobré kvalitě (Veverková 2010). Opakování historických fytocenologických snímků je výborná možnost, jak dlouhodobé změny lesní vegetace a především jejího bylinného patra v řádu desetiletí popsat a pochopit s poměrně malým množstvím metodologických omezení. V této práci je využito historických lesnických typologických ploch, které vznikaly od 50. let po celé České republice. Tyto plochy mají v porovnání s typickými botanickými snímky mnoho výhod a specifíků, které budou popsány v dalších kapitolách. Hlavním motivem práce bylo studium změn vegetace v intenzivně hospodářsky využívaném území nížin, ke kterým došlo ve druhé polovině 20. století po upuštění od dlouhodobě aplikovaného pařezinového hospodaření a dalších důležitých změnách v krajině (znečištění, změny stavů zvěře atd.).

1.1 Nížinné lesy a jejich charakteristika

Obvykle jsou v mírném pásu za nížinné lesy považovány lesy přibližně do 500 m n. m. V rámci Evropy jsou tedy rozšířeny od Atlantického oceánu až po Ural, od jižních okrajů Skandinávie po hranici mediteránu (Rackham 2006). V České republice jsou jako nížinné lesy obvykle označovány především lesy termofytika, ačkoliv lesy se vyskytují i v nížinách mimo teplé oblasti. Většina výzkumů se soustředí na polopřirozené lesní celky, které na rozdíl od monokultur introdukovaných dřevin (jehličnanů a nepůvodních listnáčů) dobře odrážejí podmínky daného stanoviště (Gilliam 2007).

Nížinné lesy jsou vhodné ke studiu změn vegetace způsobených člověkem, protože jejich podoba a výskyt jsou jím velmi ovlivňovány. Působení antropogenních vlivů v naprosté většině oblastí sahá několik století až tisíciletí do minulosti. Například na území České republiky patří většina nížin do tzv. starosídelní oblasti hojně osídlené a využívané od neolitu a pravděpodobně i dříve. Dlouhodobý lidský vliv přispěl k vytvoření komplexních a přírodně hodnotných území s velkým množstvím druhů s různými typy životních strategií (např. Hédli & Szabó 2010). Společnou dlouhodobou interakcí se utvářel ekosystém složený z druhů vázaných na specifické podmínky vytvářené managementem lesa i okolní krajiny. Dnes jsou druhy typické pro nížinné lesy často vzácné a ochránářsky zajímavé (Rackham 2008). Totéž platí také pro živočichy i další organismy (např. Konvička et al. 2006; Spitzer et al. 2008; Stewart 2001).

1.2 Změny prostředí nížinných lesů a jejich důsledky pro vegetaci

V nížinných lesích mírného pásu jsou pozorovány od poloviny dvacátého století rozsáhlé změny vegetace, především v bylinném patře. Druhového složení a vegetace se postupně (různou rychlostí, změna může být i skoková atp.) mění a společenstvo přechází vlivem změny podmínek prostředí od jednoho typu k druhému.

Mezi obvykle popisované procesy v podrostu lesa patří mezofytizace, homogenizace a ztráta druhové diverzity, často působící dohromady. Nejčastěji sledovanou změnou v teplých nížinných lesích je posun společenstev od teplomilných doubrav k mezickým společenstvům, která jsou vlhčí, stinnější (a tedy také chladnější) a úživnější. Tzv. mezofytizace je pozorována nejen v termofytiku v České republice (Hédli et al. 2010), ale i na Slovensku (Roleček 2005) a jinde v Evropě (Thimonier et al. 1992; Hülber et al. 2008; Reinds et al. 2009) a pravděpodobně v celém mírném pásu severní polokoule (např. Rogers et al. 2008; De Santis et al. 2010). Tento posun se projevuje i ve stromovém patře, např. výměnou dubu letního *Quercus robur* za jasan ztepilý *Fraxinus excelsior* (von Oheimb & Brunet 2007).

Druhová bohatost v teplomilných nížinných lesích podle většiny studií klesá (např. Maskell et al. 2010; Rooney et al. 2004; Chytrý & Danihelka 1993), ačkoliv existují i případy, kdy se nezměnila nebo dokonce vzrostla (např. Thimonier et al. 1994). Se ztrátou druhové bohatosti bývá spojována homogenizace vegetace, nárůst podobnosti druhového složení společenstev v čase. Jak ale ukazují Keith et al. (2009) k homogenizaci může dojít nezávisle na druhové bohatosti. Někdy je jedním z předpokládaných důvodů homogenizace vegetace také expanze generalistů na úkor specialistů nebo invaze nových druhů (shrnutí např. v Rooney et al. 2007).

Důležitou charakteristikou listnatých lesů je prostorová struktura. Ta bývá studována převážně na stromovém, případně keřovém patře. Pozorován může být pokles pokryvnosti stromového patra, nárůst pokryvnosti keřového patra a nárůst množství mrtvého dřeva (Amar et al. 2010). Jiné studie naopak popisují zvýšení pokryvnosti stromového patra na úkor pokryvnosti patra keřového (Baeten et al. 2009). Pokryvnost vyšších pater sledují i studie zaměřené převážně na bylinné patro, protože zástin je důležitá podmínka prostředí. Spolu s mezofytizací zmíněnou výše zástin obvykle roste (např. Hédal et al. 2010).

Za konkrétní důvody změn vegetace jsou považovány především změna hospodaření a využití krajiny (Van Calster et al. 2007), znečištění a atmosférické depozice dusíku a síry (shrnutí např. v (Bobbink et al. 2010), změna velikostí populací zvěře (Chytrý & Danihelka 1993), invaze a expanze jednotlivých druhů, klimatická změna (Rackham 2008) a samozřejmě kombinace těchto příčin.

1.2.1 Lesní hospodaření a jeho změny

Hospodaření se výrazně podílí na dynamice lesů. Lesy, které by nebyly nijak hospodářsky ovlivněny člověkem, v mírném pásu Evropy nejsou. Ve většině lesů jsou naopak intenzita hospodaření a jeho vliv na vegetaci velmi vysoký, což platí zvláště pro nížinné lesy. Během 19. a zejména ve 2. polovině 20. století se hospodaření ale poměrně rychle a dramaticky proměnilo (Rackham 2008).

Hospodaření v lese můžeme rozdělit na “lesnické”, jehož hlavním cílem je získání palivového nebo stavebního dřeva, a “nelesnické”, jako např. hrabání steliva nebo smolaření. První typ je významný i dnes, protože dřevo jako surovina má stále ekonomický význam, druhý typ se stal spíše okrajovým. Speciálním způsobem hospodaření je myslivost. Dále lze dělit hospodaření na tradiční a moderní, případně ještě přírodě blízké (prosazované v poslední době) (Hédal et al. 2011), podle doby, ve které se daný typ hospodaření nejvíce uplatňoval. Tradiční formy hospodaření se používají podle archeologických dokladů už tisíce let (např. Haneca et al. 2005), u nás o nich existují písemné doklady minimálně od 14. století (Szabó 2010b). Moderní způsoby hospodaření začínají převládat v 19. století, od meziválečného období pak tradiční formy hospodaření v České republice v podstatě zanikají i v hustě obydlených nížinách. Na malých plochách se uplatňují také

speciální režimy (obory, chráněná území atp.). Jako další alternativa k modernímu lesnictví se v současné době se vedle přírodě blízkého hospodaření, využívaného převážně v chráněných územích, začínají objevovat snahy o znovuzavedení tradičního hospodaření, zvláště v lesích soukromých vlastníků a státem spravovaných rezervacích (Kadavý 2011).

Hlavním cílem lesnického hospodaření vždy bylo zajištění setrvalého zdroje dřeva, které se odedávna využívá hlavně jako zdroj tepelné energie a ke stavebním účelům. Výsledkem různých požadavků na kvalitu dřeva, jeho množství, druh z hlediska dřeviny a další vlastnosti je určitý hospodářský typ lesa (v současném lesnictví se používá termín tvar lesa). V zásadě lze rozlišit dvě krajní možnosti: pařezinu (výmladkový les, tvar lesa nízký) a vysoký les. Pařezina slouží převážně k získání palivového dřeva, oproti tomu vysoký les k získání stavebního dřeva a dřevní hmoty k průmyslovým účelům (celulóza k výrobě papíru apod.). Jejich kombinací vzniká další tradiční hospodářský tvar – les střední neboli pařezina s výstavky (jednokmennými, zpravidla vyššími a staršími stromy než výmladky), které jsou určeny ke stavebním účelům. Tyto typy lesa byly různě zastoupeny v různých dobách i v různých oblastech, což odráží různé požadavky (průběžně se měnící) a podmínky prostředí (Szabó 2010a). Například ještě v roce 1847 připadalo 90 % všeho dříví vytěženého v Čechách na dříví palivové, ale už v roce 1900 stavební a jinak užitě dříví převažovalo (Nožička 1957). Dnes je podle Souhrnného LHP (Anon 2013a) v České republice z hlediska tvaru lesa 99,6 % porostní půdy (bez cest, pasek atp.) vysoký les a pouze 0,4 % (což je asi 10 tis. ha) nízký les nebo střední les, zároveň stále roste průměrný věk lesa i průměrná doba obmýetí (Anon 2013b). Ve většině případů jde dnes navíc pouze o strukturální typy, nikoli pařeziny ve smyslu hospodaření. Naprostá většina nízkých a středních lesů je dnes přestárlá a již v minulosti byla postupně převáděna na vysoký les tzv. vyjednocováním, výběrem jednoho z kmenů polykormonu (Hédl & Szabó 2009). Nicméně jsou doklady (viz např. Novák & Tlapák 1974; Szabó 2010a) o zachování a udržování pařezin za účelem získání dřeva až do 40. let 20. století. Pařezinové hospodářství není v Zákoně č. 289/1995 Sb. o lesích standardně povoleno, protože zákon zakazuje těžbu mýtní úmyslnou (tzn. prováděnou za účelem obnovy porostu) v porostech mladších než 80 let. Z tohoto zákazu je ale možná výjimka, případně mohou být pařeziny založeny na nelesní půdě. Ve střední Evropě je situace jiná než v Evropě jižní a jihovýchodní, kde jsou pařeziny zastoupeny mnohem hojněji než u nás. Ve Francii nízký a střední les představuje 49 % plochy všeho lesa, v Itálii dokonce 59 % (Peterken 1993).

Pařezina, tradiční forma lesnického hospodaření sloužící k pravidelné produkci palivového dřeva, byla do poloviny 19. století naprosto převažujícím typem lesa v nížinách, kde bylo husté osídlení a zároveň většina půdy sloužila zemědělství. Stromy se v pařezině obnovují vegetativně výmladky z pařezu nebo z kořenového systému. Doba obmýetí bývala v 17. až 19. století obvykle 10 až 20 let, ve středověku běžně jen 7 let, ale později (v první polovině 20. století) i třeba 40 let (Szabó 2009). Pařezina s výstavky sloužila stejně jako pařezina, výstavky však byly ponechány v

delší době obmýti (často řádově delší), aby mohly dorůst velikosti žádané pro stavební účely. Tyto stromy vznikly buď generativně nebo vybráním a ponecháním jednoho výmladku z polykormonu. Pařeziny mohly sloužit i k pastvě, ale až když výmladky byly dostatečně vysoké (cca 3 až 7 let po smýcení), aby je pasoucí se zvířata nezničila (Peterken 1993). Větší lesy obhospodařované výmladkovým způsobem byly složeny z mozaiky různě starých oddělení, z nichž se každý rok jeden díl smýtl. Velikost dílů pochopitelně záleží na velikosti lesa, typu vlastnictví či přírodních podmínkách, bývala ale přibližně stejná jako velikost dnešních oddělení (tedy hektary až desítky hektarů) (Peterken 1993). Tímto uspořádáním vzniká mozaika různě světlých stanovišť, která se rychle obměňuje. Rozdíl je nejen v tom, že mladý výmladkový porost propouští více světla než starší zapojený, ale také se liší roční doba, kdy je světla nejvíce. V prvních letech po osekání je nejvíce světla v létě, později stejně jako ve vysokém lese už na jaře než vyroste listí. Zvýšené množství světla po prosekání vyhovuje světlomilným rostlinám (např. prvosence vyšší, *Primula elatior*), které více kvetou i častěji klíčí (Van Calster et al. 2008), naopak stínomilnějším rostlinám vyhovuje starší pařezina. Rychlý a cyklický průběh změn světelných, půdních a dalších podmínek prostředí umožňuje soužití mnoha různých skupin rostlin, jako např. rostliny jarního aspektu, stínomilné rostliny, rostliny se silnou semennou bankou (Van Calster et al. 2007). Zastoupení druhů v podrostu se mění nejvíce v prvních letech po vytěžení (Ash & Barkham 1976), důvodem může být třeba to, že velmi světlomilné druhy mizí (přežívají v semenné bance nebo oddencích atp.). Rozdíl světelných podmínek je i na malé škále – pod stromy a mimo ně. Režim pařezin je zásadní i pro některé druhy hmyzu a dalších bezobratlých (Konvička et al. 2006), ptáků (Fuller & Henderson 1992) a pravděpodobně i dalších živočichů a hub (Horak et al. 2014). Tím, že tyto druhy ubývají a vymírají může být ovlivněna i vegetace prostřednictvím chybějících trofických i dalších symbiotických vazeb ve společenstvu. V pařezinách je hospodařením urychlen také koloběh živin. I přesto, že je celkové množství minerálních živin v ekosystému menší, jsou v lépe dostupných formách než živiny ve vysokém lese (Hölscher et al. 2001). Pařezení pravděpodobně pozitivně selektovalo ty druhy stromového patra, které byly schopné rychle obrazit. Obzvláště to platí pro duby (*Quercus robur* a *Quercus petraea*), které rychle regenerují a pokud je obmýti dostatečně dlouhé (přibližně 20 let) nebo jsou některé duby ponechány jako výstavky, poskytují i žaludy, kterými se krmila domácí prasata (Haneca et al. 2005; Szabó 2010b). Naopak jehličnany kromě tisu jsou pro pařeziny nepoužitelné, protože nejsou schopné druhotně zmlazovat z pařezů.

Vysoký les se skládá z jednotlivých stromů, které mají generativní původ, a vyznačuje se zpravidla dlouhým produkčním obdobím. Jeho obnova u nás dnes probíhá téměř výhradně sadbou, ale například v Gruzii, Slovinsku nebo Norsku je většina lesů obnovována samovolně (Anon 2011). Ve stromovém patře jsou dnes často upřednostňovány jehličnany, které se vyznačují v porovnání s většinou dřevin typických pro nízký les například rychlým a přímým růstem. K

vysokému lesu se počítá i nepravá kmenovina, což je pařezina, která se nesmýtí v běžném cyklu, ale nechá se růst déle a z každého polykormonu se ponechá jen jeden nebo několik málo kmenů. Les obhospodařovaný přírodě blízkým způsobem má v současném pojetí také tvar vysokého lesa. Dřevo pocházející z vysokého lesa bývalo používáno hlavně ve stavebnictví (nejen na stavbu budov, ale i výdřevy dolů a podobně), dnes se používá i jako palivové. Světelné podmínky jsou ve vysokém lese poměrně homogenní. Doba obmýtí je mnohem delší a les je celkově stinnější. Vysoké lesy jsou také živinami bohatší než pařeziny, protože nedochází k odnímání biomasy tak často a intenzivně (Hölscher et al. 2001).

Nelesnické hospodaření mohlo být poměrně volně kombinováno s lesnickým. Zmínit je možné hrabání steliva, kosení lesní trávy, pálení dřevěného uhlí, pálení popela, smolaření, včelařství, řezání větví a vršků stromů k označení výčepu piva, loupání stromů (k získání lýka i kůry, zvláště dubové), sběr lesních plodů a hub, sběr klesť, česání lesního chmele atp. (Nožička 1957; Szabó 2010b). Hrabání steliva bylo významné zvláště v oblastech a dobách, kde byl nedostatek jiné podestýlky pro domácí zvířata. Spočívalo ve vyhrabání opadu a stařiny podrostu, čímž se z lesa odneslo nezanedbatelné množství biomasy a docházelo tak k výraznému ochuzení úživnosti společenstva. Zároveň se změnila struktura, mikroklima a vodní režim povrchu (což způsobilo například větší vysoušení v suchém období), zvýšila se fluktuace teplot, změnilo se pH půdy atd. (shrnuje Sayer 2006). Pro produkci dřeva představovalo ochuzení problém, proto bylo hrabání steliva postupně omezováno až bylo zakázáno spolu s lesní pastvou v polovině 18. století, nicméně v některých oblastech probíhalo ještě relativně nedávno (do 50. až 70. let) (Konvička et al. 2006). Dnes se hrabání steliva v našich zemích neprovádí.

Důležitou změnou hospodaření, která se týká některých nížinných lesů a způsobuje výraznou změnu vegetace, je prohlášení oblastí za chráněné území. V posledních desetiletích se naprostá většina lesních rezervací udržovala více či méně bezzásahově bez ohledu na to, že alespoň v nížinách to obvykle původně byly pařeziny, později převedené na vysoký les (Szabó 2010b).

1.2.2 Důsledky změn hospodaření na vegetaci

Se změnou hospodaření a přechodem od pařezin k vysokému lesu se v lesním podrostu změnily světelné, půdní i mikroklimatické podmínky. V pařezinách se v podrostu relativně rychle cyklicky měnily světelné (a tím i vlhkostní, teplotní a další mikroklimatické) poměry, které tak tvořily vhodné prostředí pro velké množství různých druhů, světlomilných i stínomilných (Ash & Barkham 1976; Decocq et al. 2005; Van Calster et al. 2008). Převodem na vysoký les byl omezen přístup světla do podrostu a zpomalil se cyklus střídání světlých a stinných období. Celkově větší zástín způsobil změnu pokryvnosti druhů i druhového složení podrostu (Baeten et al. 2009; Kopecký et al. 2013). Ve vysokém lese jsou zvýhodněny druhy stínomilné a druhy zástín

tolerující (von Oheimb & Brunet 2007; Rogers et al. 2008; Keith et al. 2009). Mohou ubývat nejen světlomilné byliny, ale i druhy keřového patra (Verheyen et al. 2012).

Se změnou světelných podmínek v podrostu lesa se mění i vlhkostní poměry, ale výsledky výzkumů už nejsou tak jednoznačné jako v případě změny světelných podmínek. V některých případech vlhkost v podrostu a vlhkomilnost přítomných druhů vzrůstá, pravděpodobně protože stromové koruny brání evapotranspiraci z podrostu (Hédl et al. 2010; Decocq et al. 2005), v jiných se nemění (Keith et al. 2009), v některých je zaznamenán její pokles (Lameire et al. 2000; von Oheimb & Brunet 2007). Pokles vlhkosti je vztahován k snižující se hladině podzemní vody v daných územích, která také může souviset se zvýšenou evapotranspirací. Změna vlhkostních poměrů může částečně souviset i s používáním těžké lesnické techniky a udusáváním půdy, tento vliv ale zatím není u lesů detailně prozkoumán.

Kromě vlhkostních podmínek se mění se změnou světla v interiéru lesa i teplota. S větším prosvětlením podrostu vzrůstá nejen počet světlomilných, ale i teplomilných druhů a naopak (Hédl et al. 2010). Zrychluje se i dekompozice opadu, což může být jeden z důvodů, proč je v pařezinách více živin ve vrchní vrstvě půdy (Hölscher et al. 2001).

Změna hospodaření se dále projevuje ve změně chemismu půdy. Spolu s přechodem od nízkého na vysoký les a upuštěním od tradičního nelesnického hospodaření výrazně pokleslo množství odebírané biomasy. Ve vysokých lesích je oproti pařezinám nashromážděna silnější humusová vrstva s organickou hmotou a v prostředí dochází k postupné eutrofizaci (Hölscher et al. 2001). S tím souvisí i proces okyselení půd (Van Calster et al. 2007; Thimonier et al. 1994). Ve vrchní vrstvě půdy pařezných lesů je vyšší koncentrace prvků Ca, K a Mg a vyšší hodnoty pH (Hölscher et al. 2001), což může být způsobeno například teplejší půdou při světlých fázích pařezin.

Na podrost působí i druhové složení stromového patra, které ovlivňuje především světelné podmínky, mocnost humusové vrstvy a rychlost její dekompozice. Vlivem hospodaření nebo jako důsledek sukcese začali převládat druhy, jejichž koruny propouštějí méně světla (např. *Fagus sylvatica*) (von Oheimb & Brunet 2007). Je možné, že zastoupení *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra* a dalších dřevin vyžadujících úživnější půdu se zvyšuje z podobných důvodů. Opad těchto druhů se rychle rozkládá a tím přispívá k vyššímu obsahu živin v půdě (Persson et al. 1987). Vytváří se tak pozitivní zpětná vazba mezi chemismem půdy a druhovou skladbou dřevin, která vede k eutrofizaci prostředí (Hofmeister et al. 2004).

Změna ekologických podmínek v podrostu může vegetaci ovlivňovat i nepřímo přes biotické interakce s dalšími organismy. S jinými podmínkami se mění i fungování společenstev půdních bakterií a mikroorganismů, které mají vliv na obsah živin v půdě, porozitu, obsah vody, kyslíku aj. (Falkengren-Grerup 1995). Velmi citlivé na změny teplotního režimu a změny v půdním chemismu spojené se změnou hospodaření jsou i společenstva hub, včetně těch mykorhizních (Uibopuu et al. 2012). Jejich změna pak může vést ke změně vegetace.

1.2.3 Změny počtu a složení velkých herbivorů

V Evropě, zvláště v hustě obydlených nížinách, se díky vyhubení přirozených predátorů a zároveň regulaci lovu v posledních letech výrazně zvýšily stavy a změnilo chování vysoké zvěře (Benhaïem et al. 2008; Shelton et al. 2014). Výsledkem je často změna zmlazování stromového a keřového patra, případně ochuzení lesního podrostu. Protože pastva kopytníků je selektivní, dochází také k značnému posunu ve složení lesa (ať už bylinného podrostu nebo semenáčků) (Rackham 2008). Celkový vliv zvěře na změnu vegetace může být různý. V některých studiích je zvěř považována za hlavní faktor způsobující změnu v lesních společenstvech, především snižování druhové diverzity (Chytrý & Danihelka 1993; Rooney et al. 2004; Taverna et al. 2005). V jiných případech je ale možné, že zvěř zpomaluje proces zarůstání a homogenizace tím, že zamezuje zmlazování dřevin (Hédl et al. 2010).

Podle potravních preferencí (a tedy vlivu na vegetaci) tvoří kopytníci gradient spásači – okusovači, uprostřed stojí potravní oportunisté. Uvedené dělení je převzato podle (Bodmer 1990). Spásači se živí hlavně travinami. Do této skupiny bývá řazen muflon (*Ovis orientalis musimon*) nebo ovce, typickými spásači jsou turovití savci včetně domestikovaných plemen a kůň. Okusovači upřednostňují listy dvouděložných rostlin, větvičky dřevin a podobné části, které mají vyšší výživovou hodnotu než tráva a jsou různorodější. Tato strategie je mezi lesními kopytníky častější než spásání (Bodmer 1990), mezi okusovače patří srnec (*Capreolus capreolus*), los (*Alces alces*) a další. Potravní oportunisté jsou pak například jelen (*Cervus elaphus*) nebo daněk (*Dama dama*); složení jejich potravy často záleží na roční době.

Rostliny se samozřejmě spásání a okusu snaží vyhnout nebo se s ním nějak vyrovnat. Podle toho můžeme rozdělit rostliny na rezistentní a tolerantní k pastvě. Rostliny rezistentní se snaží, aby si je zvířata vůbec nevybírala (obsahují jedovaté látky a podobně) nebo se snaží snížit množství spasené biomasy (mají trny, ostny nebo tvrdé listy). Tyto vlastnosti zvyšující resistenci se často objevují nebo se jejich podíl dokonce násobí při zvýšeném tlaku pastvy (např. Takada et al. 2001), avšak tato obrana je energeticky náročná. Z toho vyplývá, že tlak kopytníků způsobuje změny ve složení vegetace (rostliny, které nemají žádnou takovouto obranu jsou kompetičně relativně silnější, pokud pastva nepůsobí). Rostliny k pastvě tolerantní jsou typicky traviny, listnaté dřeviny a mnoho druhů pozdního léta (v porovnání s jarními rostlinami) (Cote et al. 2004; Wiegmann &

Waller 2006). Tyto reagují na pastvu a okus například rychlejším růstem nebo změnou růstu (rostou kompaktněji, jsou nižší atp.). Druhy k okusu tolerantní a zvěři preferované dokonce zmlazují více, pokud je více kopytníků (Kuijper et al. 2010). Nejohroženější okusem jsou pomalu rostoucí rostliny, například druhy stinných lesů, a malé druhy, obzvláště jednoletky, které mohou být zkonsumovány rychle a nemají možnost se obnovit (Augustine & DeCalesta 2003). Kopytníci se navíc často zaměřují na kvetoucí nebo plodící rostliny (např. Augustine & Frelich 1998).

Protože kopytníci se pasou selektivně, mění složení společenstva a kompetiční vztahy v něm. Směr této změny závisí na tom, jestli si vybírají dominanty nebo nikoliv. Přesto obvykle dojde nakonec k poklesu diverzity podle toho, do jaké míry převáží tolerantní a rezistentní druhy. Při určité intenzitě pastvy nebo při specifické situaci se může diverzita oproti původnímu stavu zvýšit, např. tak, že pastva brzdí sukcesi ve smyslu zarůstání dřevinami (Hédl et al. 2010). Na lesních světlinách je přednostně vypásán dominantní ostružiník *Rubus fruticosus* (Kirby & Woodell 1998), což zvyšuje počet druhů na stanovišti. Ovlivněním kompetice se mění i cykly dusíku a uhlíku, vodní režim, tvorba půdy a další procesy na stanovišti (shrnutí v Hobbs 1996). Na druhou stranu na příliš spásaných stanovištích se snižuje úživnost i akumulace biomasy v podrostu i dřevě (Ammer 1996). Zvěř se pase v lese zvláště na jaře, v době, kdy podrost nabízí velké množství rostlin a ještě není v dostatečné míře dostupná zelená biomasa na polích atp. Kromě jarních rostlin jsou obzvláště dotčeny druhy, které mají vyšší obsah živin v listech a proto jsou zvěři preferovány (Swift 1948). (Taverna et al. 2005) pozoroval pokles výskytu stálezelených rostlin v podrostu a připisuje to spásání kopytníky stejně jako (Cote et al. 2004). Pokud se v lese vyskytují světliny nebo paseky s novou výsadbou, kopytníci (zvláště srnec) dávají přednost pastvě na těchto místech (Kuijper et al. 2009).

Kopytníci ale neovlivňují vegetaci jenom pastvou. Působí také jako vektor pro semena spásaných i nespásaných rostlin. Na rozmnožování rostlin působí i rozrušování a odhalování vrchní vrstvy půdy, kde následně některé druhy lépe klíčí. Většinou se však jedná o druhy ruderalní (Chytrý & Danihelka 1993). Důležitým faktorem pro rostliny je také sešlap, kterým kopytníci ovlivňují vegetaci ve prospěch přizpůsobených druhů, především travin (Wiegmann & Waller 2006).

Vliv kopytníků se neomezuje jen na vegetaci, ale působí výrazně i na hmyz (Benes et al. 2006; Gómez & González-Megías 2007), ostatní bezobratlé (Spitzer et al. 2008; Stewart 2001), ptáky (Fuller 2001) a malé savce (Flowerdew & Ellwood 2001).

1.2.4 Eutrofizace a její vliv na vegetaci

Mnoho studií popisujících změny vegetace v posledních desetiletích (např. Verheyen et al. 2012; Thimonier et al. 1992; Thimonier et al. 1994; Keith et al. 2009) dochází k závěru, že v podrostu temperátních lesů přibývá druhů eutrofních, živinami bohatých stanovišť (např. *Galeopsis tetrahit*, *Rubus idaeus*, *Aegopodium podagraria*). Tento posun ve vegetaci je pozorovaný zvláště na místech, kde je dusík limitujícím faktorem a je proto přičítán hlavně atmosférickým depozicím (Hofmeister et al. 2004; shrnuto např. v Bobbink et al. 2010). Jsou i jiná vysvětlení kupříkladu lesnická probírka (Thimonier et al. 1992) nebo celková změna hospodaření v lese související s menší intenzitou odnímání biomasy a tedy hromadění živin (viz kapitola 1.2.2).

Sloučeniny dusíku v atmosféře, které způsobují plošnou eutrofizaci, pocházejí především ze zemědělství (hnojení a hospodářských zvířat (Ferm 1998)), průmyslového spalování a z dopravy (výfukové plyny) a jeho emise se prudce zvýšily okolo roku 1950 a jsou stále vysoké, jen se proměňuje zastoupení jednotlivých znečišťovatelů (v posledních letech například stoupá vliv dopravy). Přibližně od roku 1970 je také mnohem větší užití dusíkatých hnojiv v zemědělství, což odráží i pozorování eutrofnější vegetace na okraji lesa oproti jeho středu (i když je možné i že atmosférická depozice je také větší na okraji) (Thimonier et al. 1992). Atmosférická depozice dusíku je pro lesní podrost důležitá i proto, že listnaté lesy (i lesy obecně) díky své prostorové struktuře získávají z atmosféry větší množství dusíku než nelesní vegetace (Hruška & Cienciala 2001).

Při zvyšování množství dusíku se nejprve v lesním podrostu zvyšuje pokryvnost, pak klesá druhová bohatost ztrátou druhů živinově chudších stanovišť, následně klesá druhová vyrovnanost vlivem několika nitrofilních dominant a ztrácí se biodiverzita. Tento průběh vznikne podle (Gilliam 2006) ovlivněním šesti základních procesů závislých také na dusíku – kompetice, herbivorie, mykorhiza, patogeny, invaze, žízáli společenstva. Kromě posunu spektra bylinných druhů společenstva může vlivem depozice dusíku docházet i k homogenizaci vegetace (Hülber et al. 2008) například vlivem homogenizace mozaiky dostupnosti dusíku v půdě (Hutchings et al. 2003), nebo ke snížení celkového počtu druhů. Zvláště ohrožená těmito vlivy jsou původně živinami chudá společenstva s výskytem druhů adaptovaných na stres z nedostatku živin, ale neschopných konkurovat ostatním při zvýšení úživnosti stanoviště (Maskell et al. 2010).

Přestože eutrofizace prostředí se studiu vývoje lesní vegetace jako jeden z vlivů způsobujících pozorovanou změnu vegetace objevuje opakovaně, nejsou dosavadní zjištění jednotná (Verheyen et al. 2012). Rozdíly jsou i v rámci podobných biotopů mezi jednotlivými regiony především v míře eutrofizace, v geologickém podloží, v historii jednotlivých lokalit, v jejich managementu a podobně.

1.2.5 Acidifikace a její vliv na vegetaci

Půdní reakce má zásadní vliv na diverzitu (Hofmeister et al. 2009), proto je nárůst půdní acidity považován za jeden z důležitých faktorů měnící podobu lesní vegetace (Falkengren-Grerup 1995).

Acidifikace vlivem lidské činnosti je způsobena dvěma hlavními sloučeninami. Prvním z nich jsou kyselé deště, jejichž kyselost způsobuje oxid siřičitý, který se do atmosféry dostává z průmyslových emisí. Hlavní nárůst depozice kyselých sloučenin z atmosféry je kladen ve většině Evropy do přibližně 60. let (Hruška & Kopáček 2005), přestože markantně se projevil až později, protože proces acidifikace má kumulativní charakter. Druhým typem sloučenin, který přispívá k acidifikaci prostředí, jsou již výše zmíněné sloučeniny dusíku. Eutrofizace a acidifikace prostředí od sebe tudíž nelze zcela oddělit – začaly působit současně a jsou vzájemně provázané (Diekmann & Dupré 1997). Acidifikace půdy se projevuje změnou půdního pH, změnou v rozpustnosti dalších prvků (to může dočasně vést k pufraci změny pH), vytěsněním kationů z půdních komplexů (Porebska et al. 2008) a změnami distribuce volného hliníku (Boruvka et al. 2005).

Na rozdíl od poměrně jasné eutrofizace napříč studiemi z různých prostředí, trend acidifikace není jasný, ačkoliv je v mnoha studiích považován za jeden z hlavních důvodů změny vegetace (Hülber et al. 2008; Baeten et al. 2009). Acidifikace totiž působí odlišně v různých podmínkách. Na půdách s přirozeně vysokým pH je pufrací kapacita velká a okyselení prostředí se na vegetaci projeví méně a pomaleji než na půdách přirozeně kyselých (Thimonier et al. 1994). V studiích zkoumající změnu v čase se průměrné Ellenbergovy hodnoty snímků nemění na místech s přirozeně vysokým pH, např. oblast Děvína s vápencovým podložím (Kopecký et al. 2013). V méně bazických oblastech se EIH pro půdní reakci snižují (tj. ubývá indikátorů bazických půd) – např. v horských bučinách Rychlebských hor (Hédl 2004). V oblastech s přirozeně kyselým podložím ale další acidifikace nemusí způsobit téměř žádnou změnu vegetace (Diekmann & Dupré 1997).

Vliv acidifikace na vegetaci se během sukcese může měnit také vlivem stárnutí lesa (např. po přechodu od pařezení k vysokému lesu). Rostliny tolerující nízké pH jsou totiž často světlomilné a z podrostu zmizí díky většímu zastínění, ne jako odezva na zvýšení pH (Corney et al. 2008).

1.2.6 Biologické invaze

Samostatný vliv na vegetaci mohou mít biologické invaze nepůvodních druhů, které se díky celosvětové globalizaci záměrně či nezáměrně šíří na nová území. Z celkového počtu introdukcí se pouze malá část změní na úspěšné invaze. Jejich efekt bývá v různé míře zásadní pro původní druhy a společenstva. Výhodou nového druhu může být nepřítomnost přirozených predátorů a jiná konkurenční strategie, která jej zvýhodňuje nad původní druhy. Invazní druhy mohou ovlivňovat vegetaci kompeticí, patogenitou nebo parazitismem.

Nížinné oblasti temperátní zóny by měly být jedno z nejvíce invadovaných území světa (Chytrý & Pyšek 2008). V Evropě je ale vliv invazních druhů rostlin menší než v jiných srovnatelných územích a výrazně zde ve velkém nepřetváří podobu a fungování společenstev. V některých studiích ze Severní Ameriky nyní tvoří nepůvodní druhy rostlin podstatnou součást lesních ekosystémů (Taverna et al. 2005; Rogers et al. 2008; Wiegmann & Waller 2006), z evropského kontinentu jsou však podobné ukázky vzácné. V našich podmínkách obvykle dochází k tomu, že nový druh společenstvo obohatí, ale celkově nemění vegetaci nijak výrazně. V lesích je výjimkou především neofytní *Impatiens parviflora*, která místy tvoří dominantu v podrostu (Sádlo et al. 2007), její zásadní negativní vliv na ostatní druhy však není zatím spolehlivě ukázán.

Známé jsou i případy ovlivnění lesní vegetace invazemi jiných organismů, v Evropě např. šířením grafiózy jilmů (Brasier 1991).

1.2.7 Klimatická změna

Změny klimatu jsou vlivem, který způsobuje pomalé, ale rozsáhlé změny přírodního prostředí. V současné době se jedná především o zvyšování průměrných teplot, případně změnu vodního režimu. Reakce společenstev na to je různá, složitá a dlouhodobá, je tedy velmi obtížné ji exaktně zkoumat. V globálním měřítku lze čekat postupné posouvání areálů druhů do vyšších zeměpisných šířek, v horských oblastech dochází k posunu do vyšších nadmořských výšek (Lenoir et al. 2008). V nížinách bývá vliv změn klimatu na složení vegetace větší, protože není před zvyšujícími se teplotami a expandujícími teplomilnými druhy kam ustoupit. Dochází tak k postupné změně druhového složení (Bertrand et al. 2011). Většina prací založených na opakování lesních snímků v regionálním měřítku neuvádí změnu klimatu jako hlavní faktor způsobující změnu vegetace, výjimkou je například (Lenoir et al. 2008). Důvodem může být právě špatná uchopitelnost tohoto vlivu a komplexnost jeho působení. Navíc pro studium klimatické změny je třeba studovat rozsáhlé území, výrazný výškový gradient nebo alespoň porovnávat opravdu časově vzdálené stavy vegetace. Nížinné lesy pro její studium jsou tedy spíše nevhodné.

1.2.8 Změny druhového bohatství a homogenizace vegetace

Pokles biodiverzity je z ochrannářského hlediska důležité téma. V měnícím se prostředí lze očekávat úbytek vzácnějších druhů vázaných na specifická stanoviště na okraji ekologických gradientů a naopak nárůst zastoupení generalistů. Často je tento úbytek počtu druhů spojen s homogenizací stanovišť, ale oba procesy mohou probíhat odděleně (Hédl et al. 2010). Úbytek alfa-diverzity může být v tak komplexním systému, jakým je vegetace na krajinné úrovni vyvážen nárůstem vyšších úrovní biologické diverzity.

Ve studiích založených na opakování fytocenologických snímků lesní vegetace poměrně často dochází k významným změnám druhového bohatství. Většinou jsou zmiňovány především změny počtu druhů bylinného patra, protože stromové patro bývá obvykle přímo ovlivněno

hospodařením a jeho dynamika je pomalá. Nárůst počtu druhů byl na našem území popsán např. v přírodních lesích Šumavy (Šamonil & Vrška 2008), v šumavských horských a podmáčených smrčínách (Wild et al. 2004). K podobným výsledkům došli i některé studie jinde v Evropě (např. Thimonier et al. 1992; Baeten et al. 2009). Pokles počtu druhů byl zdokumentován v bučinách Rychlebských hor (Hédl 2004), v teplomilných doubravách v Milovickém lese (Hédl et al. 2010) a na Děvině (Kopecký et al. 2013) a také ze zahraničí (např. Bunn et al. 2010; Lameire et al. 2000). V Orlických horách bylo ukázáno ochuzení lesů v průběhu 70. a 80. let davané do souvislosti s imisním zatížením a následný nárůst druhové diverzity v 90. letech (Vacek & Matějka 2003). Často také není zjištěna žádná výrazná změna počtu druhů (např. Keith et al. 2009), protože buď ke změnám opravdu nedochází, změny jsou nevýrazné, nebo jen nejsou kvůli mnohým metodickým problémům zjištěny (Verheyen et al. 2012). Na základě těchto studií se lze domnívat, že v dříve bohatých, obvykle nížinných lesích spíše ubývá vzácných a náročných druhů, zatímco v chudých, obvykle horských lesích přibývají běžné druhy okolní krajiny. Pravděpodobně záleží ovšem také na měřítku prováděné studie, protože k úbytku druhů dochází na regionálních až globálních škálách (McKinney & Lockwood 1999) a k nárůstu počtu druhů může dojít v lokálním měřítku.

K významným změnám vegetace dochází také v širším prostorovém měřítku, kde nejčastěji dochází ke snižování heterogenity, tedy k homogenizaci vegetace. Biotická homogenizace je proces vzrůstání genetické a taxonomické podobnosti nebo podobnosti funkčních vlastností bioty na různých místech v čase (Olden & Rooney 2006). Nejnapadnější je taxonomická homogenizace, tedy nárůst vzájemné druhové podobnosti společenstev v čase, která ale často odráží i homogenizaci funkční (Keith et al. 2009). Funkční homogenizace může mít značné důsledky pro funkci, stabilitu a resilienci společenstev a ekosystémů. Homogenizace je zpravidla způsobena změnou prostředí a transportem organismů (McKinney & Lockwood 1999). Mezi typické změny prostředí vedoucí k homogenizaci vegetace patří eutrofizace (Gilliam 2006), acidifikace (Hülber et al. 2008), kombinace eutrofizace a změny hospodaření (Keith et al. 2009), expanze konkurenčního druhu (Naaf & Wulf 2010) a pastevní tlak zvěře (Rooney 2009).

Homogenizace na větším měřítku je obvykle doprovázena úbytkem druhové diverzity na jednotlivých lokalitách. Může ale dojít i ke snížení vyšších úrovní diverzity, ačkoliv alfa-diverzita je zachována (dojde pouze k výměně druhů, ale ne k jejich celkovému úbytku), jak ukázal např. (Keith et al. 2009). Homogenizace bývá v dlouhodobých studiích diskutována jako významný proces, ale často není v lokálních studiích průkazně zjištěna (Hédl et al. 2010).

1.3 Metody studia dlouhodobých změn vegetace

Dynamiku vegetace v měřítku několika desetiletí můžeme zkoumat různými způsoby, které zachycují ekologickou sukcesi, cyklické změny či fluktuace anebo reakce na lidské vlivy. Je možné využít jak pasivní, tak manipulativní sledování, při kterém se upravují podmínky prostředí (Hédl 2005). Obvykle je využíváno opakované sledování (Bakker et al. 1996), jednorázové časové srovnání (Persson 1980), nebo nahrazení času prostorem – chronosekvence (Bartha et al. 2008).

K jednorázovému srovnáním vegetace ve dvou různých časových řezech lze využít trvalé plochy (jsou v terénu přesně vyznačeny), nepřesně lokalizované plochy (jsou zobecněním trvalých ploch), dálkový průzkum Země, vegetační mapy a další historické dokumenty (Hédl 2005). Východiskem pro tuto práci je soubor nepřesně umístěných fytocenologických ploch, proto v podkapitole 1.3.1 bude rozebrána především problematika spojená s opakováním tohoto typu vegetačních ploch.

1.3.1 Opakované vegetační plochy

V posledních letech se objevuje stále více studií založených na opakování vegetačních ploch, jejichž poloha není přesně známá. Těchto ploch je řádově více než ploch trvalých, protože vznikaly i za jinými účely (např. vegetačně popisné práce), a ploch vhodných k opakování stále přibývá. To je dáno dostatečným časovým odstupem od nejstarších fytocenologických a lesnických popisných prací, které lze získat v dostatečné kvalitě. Relativně standardizované fytocenologické snímkování jako metoda popisu vegetace se uplatňuje od začátku 20. století a s postupem času intenzita snímkování narůstala (Chytrý & Rafajová 2003). Ve výzkumu dynamiky a změn vegetace může být metoda opakovaných fytocenologických snímků méně organizačně a finančně náročná než dlouhodobé sledování trvalých ploch, a přesto stále dostatečně přesná. Proto je často využívána (např. Rooney et al. 2004; Hédl 2004; Lameire et al. 2000). Původní vegetační údaje však musí být dostatečně kvalitní, což se týká nejen správného určení druhového složení a odhadu pokryvností, ale také údajů o umístění ploch, případně dalších údajů. Pokud nemáme žádnou informaci o tom, kde se jednotlivé plochy nacházejí, nelze časovou změnu odlišit od prostorové změny a proto nemá srovnání smysl (Chytrý et al. 2014).

Hlavní výhodou opakování nepřesně lokalizovaných ploch je jejich velké množství a relativně snadná dostupnost, v porovnání s většinou ostatních metod studia dlouhodobých změn vegetace i poměrně málo metodických problémů. Přesto je nutné zde zmínit hlavní metodická omezení a problémy způsobené převážně vyvíjejícím se přístupem a metodami a z toho vyplývající obtížnou porovnatelností záznamů z různých dob, se kterými se musí i tato předkládaná práce vyrovnat.

Pravděpodobně největším problémem opakování starých fytocenologických snímků je nemožnost dohledání přesné polohy původních ploch. Nejlepší je situace podobná trvalým plochám, kdy jsou

plochy vyznačeny přímo v terénu a výzkum proto není zatížen chybným umístěním nové plochy. Zvláště u starších prací však nebývá tato situace častá, protože vznikaly za zcela jiným účelem a s opakováním se nepočítalo. Poloha pak bývá udávána s různou přesností (např. jméno nejbližší obce, místní jméno, číslo lesního oddělení, popis terénu, geografické souřadnice), ale nikdy není možné dohledat přesně stejné plochy u všech snímků. Plochy, jejichž polohu lze dohledat pouze přibližně, jsou v literatuře někdy označovány jako polotrvalé plochy – semi-permanent plots (Persson 1980). Zkoumaná časová změna je pak ovlivněna i prostorovou variabilitou, která souvisí nejen se vzdáleností původního a nového umístění plochy, ale i s velikostí plochy a prostorovou heterogenitou vegetace. Pokud je plocha snímku velká a největší heterogenita vegetace je na škále menší než je velikost plochy (Brewer 1980), lze předpokládat, že na přesnosti lokalizace záleží méně, než když používáme relativně menší plochu ve vegetaci s hrubším zrnem (von Oheimb & Brunet 2007).

Problémem může být také nízká hustota původních snímků vzhledem k heterogenitě vegetace na lokalitě. V tomto případě se obvykle volí mnohonásobné prosnímkování území, kde by původní snímek mohl ležet. Následně se vyhodnocuje časová změna mezi původním snímkem a průměrem nových, nebo mezi původním snímkem a nejpodobnějším nebo nejméně podobným z nových (Hédl 2004; Rogers et al. 2008; Rooney 2008). Nevýhodou tohoto postupu je částečné skrytí hledané časové změny, protože původní snímky typicky nejsou náhodným výběrem z tehdejší vegetace.

Kromě lokalizace ploch je důležitým problémem také vliv sezonality a krátkodobých fluktuací ve vegetaci (Dodd et al. 1995), které není možné zcela odfiltrovat. Je ale možné je rozpoznat vícenásobným opakováním v delších časových odstupech a následným zhodnocením, jestli se jedná o trend nebo krátkodobou fluktuaci. Obvykle je snaha tento vliv omezit tak, že se při opakování snímků co nejvíce dodržuje původní metodika včetně roční doby jejich pořízení. Přesto je třeba mít na zřeteli rozdílný nástup a průběh vegetační sezóny mezi lety, který znemožňuje opakovat každou plochu přesně ve stejnou vegetační fázi (ta se navíc často liší pro jednotlivé druhy). Za předpokladu, že nedochází k systematickému posunu vegetačních sezón, je však možné tento metodický problém zanedbat, protože způsobuje pouze šum a nikoliv nepravý trend v posunu. Tento zamlčený předpoklad používá většina podobných studií, což může souviset s málokdy zachycenou změnou klimatu pomocí změny vegetace.

Množství dalších metodických problémů lze shrnout pod subjektivní vliv pozorovatele. Tento vliv je závažnější než problémy způsobené nepřesnou lokalizací především proto, že způsobuje vznik systematických posunů a nikoliv pouze šumu v datech. Jedná se jednak o samotné umisťování ploch, kdy převážně původní plochy byly často umisťovány podle reprezentativnosti a dalších subjektivních charakteristik vegetace, ale i nově umisťované plochy mohou být zatíženy

podobnou chybou (např. vyloučením ploch, které nejsou dostatečně reprezentativní, ze studie). Data jsou dále zatížena odlišnostmi v subjektivních odhadech abundance, chápání jednotlivých druhů a dalších taxonomických jednotek, odlišným vnímáním pater vegetace, různou dobou a úsilím průzkumu snímkaných ploch, různou chybovostí (Archaux et al. 2006; Vittoz & Guisan 2007; Lepš & Hadincová 1992). Řešením ve většině studií bývá úprava dat tak, aby se co nejvíce zamezilo chybám, např. sloučením problematicky určitelných taxonů do vyšších jednotek, druhů sensu lato, nebo agregátů (Taverna et al. 2005) a použitím presenčně-absenčních data místo dat abundančních (Kopecký et al. 2013). Úpravami dat je sice ztracena část informace, ale četnost a závažnost chyb se omezí.

Z uvedených metodických problémů jasně vyplývá, že zásadní pro podobné studie je dodržení původní metodiky v co největší míře. Důležité je také si při vyhodnocování získaných dat uvědomovat případné rozdíly v použitých metodikách a jejich možné následky pro zjištěné závěry.

1.4 Cíle práce

Práce se snaží pomocí opakování historických lesnických typologických snímků odpovědět na tyto otázky:

- Změnila se vegetace lesů ve východním Polabí za posledních 50 let a pokud ano, k jakým hlavním změnám došlo?
- Změnila se druhová diverzita vegetace? Došlo ke snížení druhové bohatosti a biotické homogenizaci?
- Které druhy a skupiny druhů přibývají a které naopak ubývají? Mění se vegetace ve smyslu posunu vegetačních typů?
- Jak lze pozorované změny druhového složení interpretovat z hlediska změny ekologických podmínek?
- Které faktory pravděpodobně mohou za případné pozorované změny vegetace a jejího prostředí?
- Jaký je vliv oborního chovu zvěře na vegetaci ve studovaném území?

2 Metodika

2.1 Charakteristika studovaného území

Studovaná oblast leží ve východním Polabí, mezi městy Hradec Králové, Hořice, Jičín, Mladá Boleslav a Chlumec nad Cidlinou, v podstatě kopíruje hranice tří fytogeografických podokresů – 13a Rožďalovická tabule, 13b Mladoboleslavský chlum a 14a Bydžovská pánev. Toto území je zahrnuto do fytogeografické oblasti termofytika, pro které jsou z lesních společenstev typické především šipákové a jiné teplomilné doubravy (Skalický 1988). Do studovaného území okrajově zasahuje ještě podokres 55e Markvartická pahorkatina patřící do oblasti mezofytika.

Území patří do teplé klimatické oblasti, u Jičína okrajově zasahuje oblast mírně teplá. Průměrná roční teplota je okolo 8 °C, roční úhrn srážek je průměrně okolo 600 mm (Český hydrometrologický ústav 2014).

Podloží studované oblasti tvoří především zpevněné sedimenty, převážně vápnité jílovce, slínovce a vápnité i nevápnité prachovce. Hojné jsou i spraše a sprašové hlíny, v okolí vodních toků také nezpevněné říční sedimenty (štěrky a písky) (Česká geologická služba 2013). Diverzita půd v oblasti je také značná. V lesních celcích se vyskytují především kambisoly a luvisoly, především v modálních a oglejených subtypech. Místy je vymapován i oglejený podzol (Česká geologická služba 2012).

Celá oblast termofytika je jedno z nejdéle osídlených území v našich zemích. Již od neolitu je intenzivně hospodářsky využívána a zároveň představuje těžiště výskytu pro celou řadu vzácných nebo pozoruhodných druhů, významné na úrovni celé České republiky. Ve studované oblasti jsou lesy relativně malé plochy v zemědělské krajině, většinou je tvoří doubravy a dubohabřiny, částečně i smrčiny a bory. Potenciální přirozená vegetace jsou pro danou oblast především černýšové dubohabřiny, v okolí větších vodních toků střemchové jasaniny a místy pak různé typy teplomilných a kyselých doubrav (například mochnové, bezkolencové, bikové a/nebo jedlové, lipové, hrachorové a/nebo kamejkové) (Neuhäuslová 1998). Podle současného přehledu vegetace (Chytrý 2013) jsou v oblasti z lesních společenstev zastoupeny především střemchové jasaniny (asociace *Pruno padi-Fraxinetum excelsioris*), dubohabřiny (svaz *Carpinion betuli*, asociace *Galio sylvatici-Carpinetum betuli* a vzácně *Stellario holostaeae-Carpinetum betuli*, dříve také *Primulo veris-Carpinetum betuli*) a zřídka teplomilné doubravy (svaz *Quercion pubescenti-petrae*, asoc. *Euphorbio-Quercetum*). Podle autorům dostupných záznamů (Česká národní fytoecologická databáze) v oblasti spíše ubývají stále relativně časté acidofilní teplomilné doubravy (*Quercion petrae*, asoc. *Melico pictae-Quercetum roboris*) a vzácnější acidofilní doubravy (*Quercion roboris*, asoc. *Luzulo luzuloidis-Quercetum petraeae* a *Vaccinio vitis-idaeae-Quercetum roboris*). Podle dřívějších záznamů v této databázi (před r. 1975) se v oblasti

vyskytovaly také suťové a skalní javorové lipiny (*Aceri-Tilietum*) a okrajově brusnicové bory (*Dicrano-Pinion sylvestris*), nové snímky pro ně ale chybí. Je pravděpodobné, že z dřevinné vegetace se v oblasti běžněji vyskytují i některé asociace třídy *Rhamno-Prunetea*, zvláště svazů *Berberidion vulgaris* a *Sambuco-Salicion caprae*, ty však nejsou v současné době uspokojivě vymapovány. Ve vyšších a vlhčích polohách, hlavně na okraji studované oblasti, se objevují i bučiny ze svazů *Fagion sylvaticae* a *Luzulo-Fagion*.

Z hlediska lesnických charakteristik leží studované území v přírodní lesní oblasti č. 17b (Polabí, okrajová pásma), na jejím východním okraji označovaném jako Boleslavsko-Hradecké Polabí, které tvoří soustava plošin místy přecházejících do pahorkatin (Plíva & Průša 1969). Společenstva rozlišovaná v rámci lesnické typologické klasifikace odpovídají výše uvedeným fytoocenologickým jednotkám. Většina lesů náleží do 1. dubového lesního vegetačního stupně (LVS), v okrajových částech případně do 2. buko-dubového LVS (asi 22 %) (Průša 2001). Pro dubový stupeň jsou významná lužní společenstva, kvůli regulaci toků postupně přecházející až k habrovým doubravám, které se vyvinuly i dále na štěrkopiscích. Typické jsou zde svěží habrové doubravy na písčích s ostružiníkem a suché habrové doubravy s *Poa nemoralis* a *Brachypodium pinnatum*. Na těžkých oglejených půdách jsou pro severovýchodní část Polabí typické lipové doubravy s charakteristickými druhy *Potentilla alba*, *Galium boreale*, *Serratula tinctoria*, *Convallaria majalis*, *Betonica officinalis* aj.. Četná společenstva doubrav mají odpovídající fytoceózy i v buko-dubovém stupni. Převažují kyselé, vysychavé a svěží bukové doubravy, ve studované oblasti navíc i jedlové doubravy (Plíva & Žlábel 1986).

2.1.1 Výběr území

Území východního Polabí a Rožďalovicka se jeví jako vhodné pro zodpovězení otázek kladených v této práci z několika důvodů. Oblast není z botanického hlediska příliš prostudována, zvláště její lesní vegetace. Získané výsledky práce je však možné srovnávat s ostatními oblastmi nížinných lesů na našem území (Český kras, jižní Morava aj.), které jsou prozkoumány nepoměrně více (např. Kopecký et al. 2013; Veverková 2013). Možným důvodem relativně malého zájmu botaniků o tuto část termofytika zvláště v současné době je fakt, že se jedná o intenzivně zemědělskou krajinu s malým zastoupením lesů, které jsou navíc dlouhodobě obhospodařovány a obvykle se nevyznačují výskytem velmi vzácných nebo ohrožených druhů. Intenzivní hospodaření nicméně vyhovuje otázkám této práce. Vhodnost lesů této oblasti ke zkoumání dále podporuje jejich polopřirozené složení dřevin. Je dáno jednak jejich relativně malou rozlohou (a tedy množstvím menších vlastníků) a také přírodními podmínkami, které neumožňují efektivní hospodářské využití smrku a často ani borovice nebo jiných nepůvodních dřevin. Zároveň oblast je relativně rozsáhlá a z hlediska typu lesů stejnorodá, bylo tedy možné získat dostatečný počet ploch vhodných k opakování a vzájemnému porovnání.

2.1.2 Zvěř ve studovaném území

Ve studovaném území se nacházejí dvě obory v současné době využívané pro chov vysoké zvěře – obora Jabkenice a obora Kněžičky. Část práce je zaměřena na vliv obor na dlouhodobé změny vegetace, a proto zde uvedeme stručný přehled stavů zvěře ve studovaném území. Ve volné krajině se průměrně vyskytuje 45 kusů srnčí zvěře, 4 daňčí a 1 muflonů na 1000 ha (jarní kmenové stavy v roce 2012 na území obcí s rozšířenou působností Mladá Boleslav, Nymburk a Poděbrady, souhrnná data Krajského úřadu Středočeského kraje). Stejně jako v ostatních regionech, i ve studované oblasti vysoká zvěř přibývá. Krajina východního Polabí je však intenzivně zemědělsky využívána a relativně málo lesnatá, proto jsou absolutní čísla celkem nízká. Stejně jako v ostatních částech České republiky, stavy drobné zvěře (zajíc, králík, bažant, koroptev atp.) jsou nízké a dále klesají, v některých honitbách se drobná zvěř podle dostupných statistik nevyskytuje vůbec.

Obora Kněžičky se nachází jihovýchodně od Městce Králové v katastrálním území obce Kněžičky a má rozlohu 680 ha (ÚHÚL 2014b). Na jejím území je obora nepřetržitě již od roku 1840, její rozloha se ale mírně měnila (Horáček 1987). Původní snímky, které jsem měla z této obory k dispozici, pochází z roku 1968, takže už byly ovlivněny oborou. V oboře se chová daňčí a muflonů zvěř, dnes přibližně 460 daňků a 200 muflonů (jarní kmenový stav 2012). Podobná hustota zvěře je udržována již od poloviny 20. století, v roce 1952 jsou udávány jarní kmenové stavy 200 daňků a 70 muflonů, v roce 1980 pak 165 daňků a 33 muflonů (Šafařík 1983). Pro srovnání změn vegetace ve volné krajině se změnami v oboře Kněžičky jsem vybrala převážně plochy z Czerninské honitby Hlušice, které jsou oboře nejbližší. Tato honitba má rozlohu 989 ha, z toho 977 ha je lesní plocha (František Uchytíl, MÚ Poděbrady, osobní sdělení). V roce 2012 byl jarní kmenový stav 70 kusů srnčí zvěře a 3 kusy daňčí (data Krajského úřadu Středočeského kraje).

Obora Jabkenice se nachází v katastrálním území obce Jabkenice, jihovýchodně od Mladé Boleslavi. Obora byla založena už roku 1750, ale mezi lety 1943 a 1964 byla zrušena. Původní fytoocenologické snímky z této obory, které jsem měla k dispozici pochází z roku 1962, takže byly téměř po dvě desetiletí mimo bezprostřední vliv obory. První zvěř byla přivezena až roku 1804 a zpočátku zde byly chováni jeleni, daňci a prasata, od konce 19. století sloužila hlavně k chovu exotických zvířat (poníci, emu, krocani, wapiti, bizoni atp.). Poslední kusy chované zvěře byly zastřeleny na konci války. (Anon 2010) Dnes má obora 566 ha (ÚHÚL 2014a), na kterých se chová 200 daňků (jarní kmenový stav 2012). Pro srovnání volné krajiny s oborou Jabkenice jsem vybrala nejbližší plochy z honiteb Ledce-les, Seletice, Loučeň a Mcely. Tyto honitby spolu s honitbou Jabkenice obora tvoří souvislou plochu lesa. Dohromady (bez obory) mají rozlohu 2604 ha (ÚHÚL 2014a). V roce 2012 byl jarní kmenový stav 126 kusů srnčí zvěře.

2.2 Referenční data a jejich výběr

Podkladem pro práci jsou data z lesnických typologických ploch, která pořizuje a spravuje Ústav pro hospodářskou úpravu lesů (ÚHÚL). Od 50. let 20. století byla sbírána různá data z tisíců ploch (průměrně 1 plocha na 50 ha v rámci prvního mapování) víceméně jednotnou metodikou v rámci celé České republiky. Terénní průzkum za účelem typologie porostu se provádí na plochách, které jsou reprezentativní (z hlediska složení vegetace, podloží, vlhkosti atp. v dané oblasti). Vždy jsou zakládány v dospělých porostech s co nejpřirozenější druhovou skladbou dřevin (opět vzhledem k přírodním podmínkám v oblasti). Na těchto plochách se pořizuje fytocenologický zápis a popisuje se dřevinná složka. V jejich středu obvykle leží půdní sonda (80 x 150 x 100 cm), která slouží k popisu půdních vlastností. Doplnkem tohoto základního šetření je laboratorní půdní analýza pro vybrané plochy, dendrometrické měření v porostech blízkých cílové skladbě¹ a šetření zaměřené na praktickou aplikaci typologických podkladů (pěstění lesů, genetika, meliorace, nauka o produkci). Teoretické základy a metodické postupy shrnuje (Plíva 1991).

Plochy byly příslušnými lesními typology vyznačeny do porostních map měřítka 1:10 000 nebo 1:25 000. V nedávné době byly staré terénní zápisy a mapy s pozicemi ploch pracovníky ÚHÚL digitalizovány. Zápisníky byly naskenovány, zápisy fytocenologických snímků a další údaje o plochách byly převedeny do databází a lokality byly dle sdělení M. Mikesky (typolog na pobočce ÚHÚL v Hradci Králové) co nejpřesněji, jak to v daném případě bylo možné, převedeny do podoby souřadnic a zaneseny do digitálních typologických map. Ing. Miroslav Mikeska mi poskytl rozsáhlou databázi fytocenologických snímků spolu s mapovými podklady a oskenovanými zápisníky. Zároveň mi přímo v terénu ukázal práci při typologickém mapování, která vycházela z původní metodiky.

Z poskytnutých snímků jsem předem vybrala k zopakování ty plochy, které

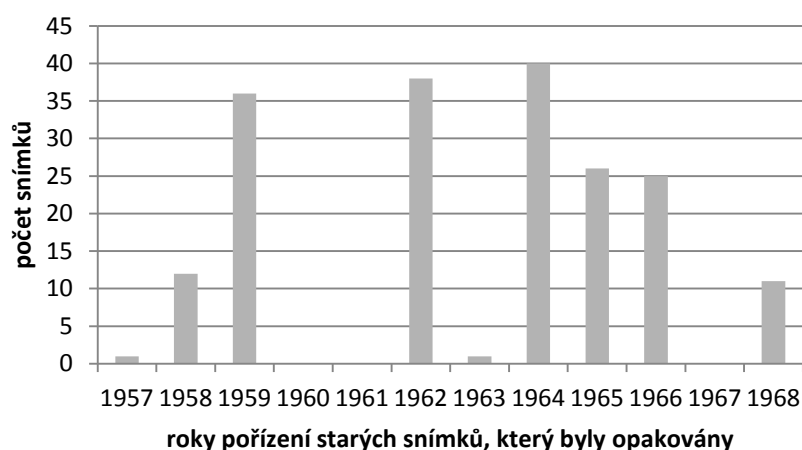
- byly zapsány od roku 1957 do roku 1968 (počet snímků v jednotlivých letech ukazuje Obr. 1)
- vznikly ve vegetační sezóně (květen – září)
- v současné době na nich byl podle typologické mapy (ÚHÚL, stav k 1. 1. 2008) porost starší 30 let, aby byl omezen vliv sukcese dané hospodářským cyklem
- měly zastoupení dubu (pokryvnost alespoň -2 podle Zlatníkovy stupnice), případně habru nebo jasanu (pokryvnost alespoň -3 podle Zlatníkovy stupnice).

¹ Cílová druhová porostní skladba je doporučené procentní zastoupení dřevin v mýtním věku, které je z hlediska zabezpečení produkčních i mimoprodukčních funkcí lesů optimální (vyhláška č.83/1996 Sb.).

Později při terénní práci jsem vyřazovala ještě plochy, které byly

- přesázeny odlišnou skladbou dřevin (kultury smrku, borovice, buku, břízy nebo dubu červeného)
- nehomogenní (například na hranici porostů různého stáří)
- disturbované cestou, kalištěm, skládkou odpadu atp.

Celkem jsem k analýzám použila 190 ploch se zápisem původních fytocenologických snímků. Tyto snímky byly zapsány lesnickými typology J. Buršíkem (69 ploch), J. Gregorem (73 ploch) a A. Rejmondem (48 ploch). Snímky v oblasti zapsané ostatními typology (např. K. Havlíček, M. Mikeska) nevyhovovaly výše uvedeným podmínkám (byly mladší nebo zapsané mimo vegetační sezónu), případně byly příliš ojedinělé, a proto jsem je vyřadila ze souboru. V době opakovaného snímkování uplynulo 45 až 55 let (průměrně 49 let) od původního zápisu.



Obr. 1: Frekvenční **histogram ploch** podle roku zapsání původních snímků, které byly opakovány.

2.3 Terénní práce

Plochy vybrané k opakování jsem navštívila v průběhu vegetační sezóny let 2011–2013, přibližně ve stejnou roční dobu (rozdíl byl obvykle méně než 2 měsíce) jako byly zapsány původní fytocenologické snímky. Plochy jsem dohledala co nejpřesněji podle typologické mapy (ÚHÚL, stav k 1. 1. 2008) nebo podle poskytnutých souřadnic (obvykle za použití turistické GPS Garmin Oregon 450). V okolí takto dohledané plochy (cca v okruhu 30 m) jsem se pokusila najít půdní sondu (úspěšně v 43 % pokusů, v roce 2011 jsem sondy nehledala a nezapisovala, Obr. 2) a v případě, že jsem jí našla, plochu jsem umístila tak, aby sonda byla uvnitř snímku. Snímek jsem také posouvala v případě, že jsem jeho polohu určovala pomocí GPS a plocha by ležela v těsné blízkosti cesty nebo okraje porostu. V tomto případě jsem plochu posunula směrem do porostu nejvíce o cca 13 m (poloměr plochy), což je i předpokládatelná chyba GPS. Pokud nebyl přesun možný, plochu jsem vyřadila. Přímou na lokalitě jsem ještě dodatečně vyřadila jehličnaté porosty,

plochy, kam jsem nemohla umístit homogenní snímek daného tvaru a velikosti, a plochy, které jinak neodpovídaly kritériím popsaným v předchozí části (například se na nich vyskytoval porost očividně mladší 30 let). Několik ploch jsem vyřadila také proto, že jsem je nemohla dostatečně přesně lokalizovat. Nekontrolovala jsem, zda odpovídá vegetační složení v současnosti původnímu snímku, abych tak neovlivnila potenciální změnu druhového složení. Podobně postupovali (např. Chytrý & Danihelka 1993; Kopecký et al. 2013).



Obr. 2: Stará **půdní sonda** na Jičínsku (foto R. Hédl, 2013)

Pokud plocha prošla výše popsaným výběrem, byla ve zvoleném místě vytyčena kruhová plocha o poloměru 12,5 m, tedy plochy 490 m² (shodně s typologickou metodikou). Okraje plochy byly vyměřeny ve 4 světových stranách pomocí pásma, spojnice po obvodu byly odhadnuty. Střed snímku jsem vždy umístila na stromě, který jsem pro budoucí dohledání označila bílou barvou sprejem v prsní výšce (Obr. 3). Pokud se mi podařilo najít původní půdní sondu, střed plochy jsem umístila na nejbližším stromě.



Obr. 3: **Označení středu** nového snímku na středovém stromě.

Na vytyčené ploše jsem zaznamenala fytoecnologický snímek metodou odpovídající referenčním zápisům. Zapisovala jsem druhové složení v rámci jednotlivých výškových pater vegetace podle Zlatníka (Tab. 1), včetně pokryvností jednotlivých druhů podle kombinované Braun-Blanquetovy stupnice abundance a dominance upravené Zlatníkem (Tab. 2). Rozdělení do pater jsem určila odhadem. Do patra bylinného jsou v souladu s původními snímky a metodikou (Plíva, 1991) zahrnuty i některé keře a polokeře (např. rody *Rubus*, *Vaccinium*, *Vinca*). Celkovou pokryvnost v procentech jsem odhadla i pro bylinné, keřové a stromové patro ve zjednodušeném „botanickém“ pojetí, protože patra podle Zlatníka se mohou překrývat a součet hodnot je pak vyšší než odhad pro patro ve zjednodušeném pojetí. Mechové patro jsem nezaznamenávala pro jeho omezený výskyt a velkou pravděpodobnost špatné determinace druhů. Nomenklatura byla sjednocena podle Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al. 2002).

Z ekologických proměnných jsem na plochách zjišťovala orientaci a sklon svahu s použitím turistické buzoly a sklonoměru. Fotografii vegetace jsem pro ilustraci a budoucí využití pořizovala od kraje snímku směrem k severu.

Tab. 1: **Vegetační patra** podle Zlatníka

patro	definice	zjednodušené pojetí
1 – t1	patro úrovně a nadúrovně	stromové patro E3
2 – t2	patro podúrovně – vyšší (od poloviny kmene úrovně)	
3 – t3	stromové patro podúrovně – nižší (do poloviny kmene úrovně)	
4 – s1	keřové patro horní (keře do poloviny kmene úrovně)	keřové patro E2
5 – s2	keřové patro dolní (dřeviny 0,2 – 1,3 m)	
6 – hl	patro bylin a trav	bylinné patro E1
7 – jl	patro juvenilních dřevin (semenáčky a dřeviny do 0,2 m)	
9 - ml	mechové patro	mechové patro E0

Tab. 2: **Stupnice pokryvnosti** podle Zlatníka

symbol	četnost / pokryvnost
-	druh ojediněle se vyskytující (2 – 3 ks)
+	druh řídky se vyskytující (do 10 ks)
1	do 5 %
- 2	5 – 15 %
+ 2	15 – 25 %
- 3	25 – 37 %
+ 3	37 – 50 %
- 4	50 – 62 %
+ 4	62 – 75 %
- 5	75 – 87 %
+ 5	87 – 100 %

2.4 Editace vegetačních dat

Fytocenologické snímky byly uloženy v programu Turboveg for Windows (Hennekens & Schaminée 2001), editovány v programu Juice (Tichý 2002) a dále v MS Excel. Data získaná od ÚHÚL byla zpracována stejným způsobem jako mnou provedené fytocenologické snímky.

Některé druhy musely být sloučeny. Druhy jsem slučovala pokud se jednalo o dříve nerozlišovaný komplex druhů nebo komplex druhů špatně rozlišitelný (např. ve sterilním stavu). Taxony určené pouze do rodu jsem přiřadila do druhu, pokud se v souboru vyskytoval jen jeden druh daného rodu a ten nebyl v historických snímcích určován. Při posuzování toho, které druhy sloučit, jsem přihlížela také k četnosti jejich výskytu v souboru, jejich ekologickým nárokům a záznamům o výskytu v oblasti z jiných zdrojů (např. Kubát et al. 2002; Anon 2014; Hejný & Slavík 1992; Hadinec & Lustyk 2006). Všechny sloučené druhy jsou vypsané v Tab. 3. U širokých rodů (např. *Carex*) byly po individuální posouzení každého dotčeného snímku zachovány určené druhy zvlášť od neurčených (např. *Carex sp.*).

Pro analýzy jsem také sloučila patra podle Zlatníka do pater ve zjednodušeném pojetí (Tab. 1). Pokryvnosti byly z upravené Zlatníkovy stupnice převedeny na procenta (- na 1, + na 2, ostatní na střední hodnoty dané kategorie). Protože práce byla zaměřena na bylinné patro, pro většinu analýz bylo odstraněno keřové a stromové patro. Klasifikace vegetace byla provedena s využitím všech pater.

Tab. 3: Taxony sloučené pro analýzu dat

Výsledný taxon	Taxon 1	Taxon 2	Taxon 3
<i>Betula pendula</i>	<i>Betula species</i>	<i>Betula pendula</i>	
<i>Bromus ramosus</i> agg.	<i>Bromus ramosus</i>	<i>Bromus benekenii</i>	
<i>Carex acuta</i>	<i>Carex acuta</i>	<i>Carex acutiformis</i>	
<i>Cornus sanguinea</i>	<i>Cornus sanguinea</i>	<i>Cornus mas</i>	<i>Cornus species</i>
<i>Crataegus species</i>	<i>Crataegus monogyna</i>	<i>Crataegus species</i>	
<i>Dryopteris carthusiana</i> agg.	<i>Dryopteris carthusiana</i>	<i>Dryopteris dilatata</i>	
<i>Galeopsis species</i>	<i>Galeopsis pubescens</i>	<i>Galeopsis species</i>	<i>Galeopsis bifida</i>
<i>Galium molugo</i> agg.	<i>Galium album</i>	<i>Galium aparine</i>	
<i>Galium sylvaticum</i> agg.	<i>Galium sylvaticum</i> agg.	<i>Galium sylvaticum</i>	<i>Galium schultesii</i>
<i>Malus sylvestris</i>	<i>Malus domesticus</i>	<i>Malus sylvestris</i>	<i>Malus species</i>
<i>Molinia arundinacea</i>	<i>Molinia coerulea</i> agg.	<i>Molinia arundinacea</i>	<i>Molinia coerulea</i>
<i>Persicaria hydropiper</i>	<i>Persicaria hydropiper</i>	<i>Persicaria mitis</i> auct.	
<i>Platanthera bifolia</i>	<i>Platanthera bifolia</i>	<i>Platanthera chlorantha</i>	<i>Platanthera species</i>
<i>Populus tremula</i>	<i>Populus species</i>	<i>Populus tremula</i>	

<i>Prunella vulgaris</i>	<i>Prunella vulgaris</i>	<i>Prunella species</i>	
<i>Prunus spinosa</i> agg.	<i>Prunus spinosa</i> agg.	<i>Prunus spinosa</i>	
<i>Pulmonaria officinalis</i> agg.	<i>Pulmonaria officinalis</i>	<i>Pulmonaria obscura</i>	
<i>Pyrus communis</i> agg.	<i>Pyrus pyraeaster</i>	<i>Pyrus communis</i>	
<i>Quercus petraea/robur</i>	<i>Quercus species</i>	<i>Quercus petraea</i>	<i>Quercus robur</i>
<i>Ribes species</i>	<i>Ribes species</i>	<i>Ribes nigra</i>	<i>Ribes rubrum</i>
<i>Rosa canina</i> agg.	<i>Rosa canina</i>	<i>Rosa species</i>	
<i>Tilia cordata</i>	<i>Tilia cordata</i>	<i>Tilia species</i>	
<i>Viola riviniana/reichenbachiana</i>	<i>Viola reichenbachiana</i>	<i>Viola riviniana</i>	<i>Viola species</i>

2.5 Statistické analýzy

Pro analýzy bylo použito souboru 380 fytocenologických snímků (190 původních a 190 nových). Tato data jsem analyzovala s pomocí programů Juice 7.0 (Tichý 2002), Canoco 5 (ter Braak & Šmilauer 2012) a R 3.0.2 (R Core Team 2013), kde jsem navíc použila balíček lmodel2 (Legendre 2014) a balíček vegan (Oksanen et al. 2013).

2.5.1 Klasifikace vegetace

Smyslem klasifikace snímků do vegetačních jednotek rozlišovaných v přehledu Vegetace ČR (Chytrý 2007; Chytrý 2009; Chytrý 2011; Chytrý 2013) bylo posouzení posunů z hlediska vegetačních typů. Reakce jednotlivých vegetačních typů na změnu podmínek mohou velmi lišit (Härdtle et al. 2003). V doubravách a smíšených doubravách s bukem reaguje vegetace především na změnu množství světla, kdy s rostoucím zástinem klesá druhová diverzita.

Pro každý snímek jsem zjistila jeho příslušnost k asociaci pomocí programu Juice a integrované metody Expertní systém. Použila jsem přiřazování snímků k asociacím na základě formálních definic (metoda Cocktail) i na základě podobnosti (Kočí et al. 2003). U snímků, které byly přiřazeny do více než jedné asociace, jsem vybrala vždy jednu asociaci s vysokým Frequency-Positive Fidelity indexem (FPFI) (Tichý 2005), která odpovídá lesní vegetaci vyskytující se ve studované oblasti (Chytrý 2013). Také pokud byla ke snímku přiřazena pouze jedna asociace, ale tato asociace nebyla lesní, případně by se neměla ve studované oblasti vyskytovat, a zároveň byla přiřazena na základě nízkého FPFI, tuto asociaci jsem zaměnila za nejbližší vhodnější (max. rozdíl mezi FPFI těchto dvou asociací byl 2). Pro další analýzy jsem asociace sloučila do nadřazených svazů, které byly tabelárně srovnány z hlediska zastoupení v původních a opakovaných snímcích.

2.5.2 Ordinace vegetace

Pro znázornění celkové variability druhového složení vegetace byla použita nepřímá ordinace – detrendovaná korespondenční analýza DCA (ter Braak & Šmilauer 2012) se snížením váhy vzácných druhů a odmocninnou transformací. Pro detailnější pohled pak byly vybrány a zobrazeny zvláště 2 svazy nejvíce zastoupené v rámci nových snímků a ostatní vegetační typy. Pro lepší představu o směru pozorované změny byly do ordinačního grafu všech snímků graficky rozlišených na původní a nové pasivně promítnuty statisticky významně posunuté ($p < 0,05$, viz níže) Ellenbergovy indikační hodnoty a pokryvnosti jednotlivých pater.

Variabilita druhového složení související se změnou v čase byla vyjádřena pomocí přímé gradientové analýzy – kanonické korespondenční analýzy CCA (ter Braak & Šmilauer 2012), protože data vykazovala dlouhý gradient. Data byla pomocí defaultní volby odmocnině transformována a byla u nich snížena váha vzácných druhů. Kód plochy (dvojice snímků původní a nový) byl použit jako kovariáta s účelem odfiltrovat prostorovou variabilitu vegetace. Signifikace kanonické osy omezené časem byla testována permutačním testem s 999 permutacemi. Jako bloky pro permutace byly použity kódy páru snímků (kovariáta).

2.5.3 Zastoupení druhů

Pro vyjádření změny zastoupení druhů mezi původními a opakovanými snímky byla pro každý druh zhodnocena jeho vazba na skupiny původních a nových snímků pomocí fidelity a frekvence výskytu. Jako míra fidelity byl využit ϕ koeficient, který není závislý na velikosti datového souboru (Chytrý et al. 2002). Obě míry (frekvence i fidelita) byly stanoveny v programu Juice.

Samostatně byly stejným způsobem hodnoceny druhy ohrožené podle Červeného seznamu cévnatých rostlin České republiky (Grulich 2012) a změny jejich zastoupení mezi původními a novými snímky. Ohrožené druhy v ostatních oblastech České republiky obvykle ubývají (Veverková 2013; Prach 2012; Hédli et al. 2010), protože jsou citlivé na změnu prostředí a často mají užší ekologickou niku než běžné druhy. Jejich samostatným vyhodnocením je tak možné postihnout i změny prostředí, které by se na analýzách celkového souboru neprojevíly.

2.5.4 Diverzita vegetace

Změna alfa-diverzity vyjádřené jako počet druhů ve snímku mezi soubory původních a opakovaných snímků byla testována párovým t-testem a vizualizována jako regresní model II. typu (balíček lmodel2 v programu R (Legendre 2014)). Použila jsem metodu Major Axis, která je na rozdíl od běžné lineární regrese (metoda Ordinary Least Square) vhodná pro data s dvourozměrným normálním rozdělením, kde obě proměnné obsahují chybu s přibližně stejným rozptylem a mají stejné jednotky. Rozdíl v počtu druhů mezi oběma soubory byl znázorněn i pomocí krabicového diagramu se základními popisnými statistikami.

Diverzitu jsem vyjádřila také Shannon-Wienerovým indexem, který je ovlivněn počtem druhů i vyrovnaností společenstva (ekvitabilitou). Index jsem počítala pro každý snímek podle vzorce

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

kde S je počet druhů a p_i je podíl pokryvnosti druhu i k celkové pokryvnosti.

Změna beta-diverzity mezi soubory nových a původních snímků byla testována pomocí funkce PERMDISP příslušející metodě Multivariate dispersion (Anderson et al. 2006). Vstupem do analýzy je matice Bray-Curtisových vzdáleností jednotlivých snímků založená na původních abundančních druhových datech. Tato analýza počítá vzdálenosti každého jednotlivého pozorování od centroidu dané skupiny v mnohorozměrném prostoru a srovnává toto mezi skupinami. Rozložení hodnot jsem poté znázornila boxploty.

2.5.5 Podmínky prostředí

Pro nepřímé hodnocení změny podmínek prostředí byly spočítány nevážené průměry Ellenbergových indikačních hodnot (Ellenberg et al. 1992) pro každý snímek. Chybějící data byla pokud možno doplněna podle souboru pro Juice zpracovaného autory Sandro Pignatti a Nicola Alessi, dostupného ze stránek programu. Rozložení dosažených průměrných Ellenbergových indikačních hodnot (EIH) pro původní a opakované snímky byla zobrazena formou krabicových grafů (boxplot v programu R s výchozím nastavením). Rozdíl byl testován párovým Wilcoxonovým testem, protože EIH jsou na ordinální škále.

Jako proměnné prostředí jsem analyzovala i pokryvnosti keřového a stromového patra, které prostředí pro bylinné patro výrazně ovlivňují. Použila jsem také párový Wilcoxonův test, protože data neměla normální rozdělení. Pro pokryvnost keřového patra jsem použila dvojstranný binomický test, protože se v souboru vyskytovaly i nulové hodnoty.

2.5.6 Vliv obor

Pro zhodnocení vlivu obor na změnu vegetace bylinného patra v čase jsem použila soubor 38 ploch, celkem bylo tedy zahrnuto 76 původních a opakovaných fytocenologických snímků. Tento soubor se skládal z 10 ploch v oboře Kněžíčky a 10 srovnávacích ploch v blízkém okolí této obory, a 9 ploch v oboře Jabkenice a 9 srovnávacích ploch v blízkém okolí této obory.

Tento soubor jsem analyzovala stejně jako soubor z celé studované oblasti (380 snímků). Analyzovala jsem zvlášť každou z obor a její okolí výsledky porovnávala navzájem. Konkrétně jsem klasifikovala vegetaci, zjišťovala frekvenci a fidelitu jednotlivých druhů, alfa-diverzitu, změnu prostředí prostřednictvím EIH a pokryvností pater. Pro zhodnocení celkového vlivu obor na změnu vegetace v čase jsem využila analýzu DCA všech snímků z oblasti (380 snímků), do které jsem promítla stáří snímků a jejich příslušnost k oboře Kněžíčky nebo Jabkenice.

3 Výsledky

3.1 Posun ve vegetačních typech

Druhovým složením původní i nově získané snímky nejčastěji odpovídaly svazům *Carpinion betuli* a *Quercion roboris*. Častěji byly také zastoupeny svazy *Sambuco-Salicion capreae*, *Alnion incanae*, *Fagion sylvaticae* a *Fragarion vescae*, jejich zastoupení se ale lišilo výrazněji mezi původními a novými snímky. Ostatní svazy se vyskytovaly zřídka, konkrétní počty viz Tab. 4. Příslušnost jednotlivých snímků k asociacím je v Tab. III v Příloze.

Celkově lze z posunu vegetačních typů na studovaných plochách usuzovat především na eutrofizaci prostředí. Tomu nasvědčuje úbytek počtu snímků náležejících do acidofilních svazů (*Quercion roboris*), ale i přibývání svazů vegetace narušovaných stanovišť (*Fragarion vescae*). S eutrofizací může souviset i přibývání počtu snímků ve svazu *Alnion incanae*, ačkoliv to může být i důsledek zvlhčení lokalit. Posun v zastoupení jednotlivých svazů také naznačuje nárůst zastínění podrostu lesa na studovaných plochách (např. nárůst zastoupení bučin).

Tab. 4: **Zastoupení nejčastějších fytoocenologických svazů** v souboru původních a v souboru současných snímků (kompletní tabulka viz Tab. I v Příloze).

Svaz	Svaz latinsky	Svaz česky	Počet původních snímků	Počet nových snímků
KBC	<i>Sambuco-Salicion capreae</i>	Mezofilní křoviny pasek, lesních světlín a narušovaných stanovišť	7	4
LBA	<i>Alnion incanae</i>	Údolní jasanovo-olšové luhy a tvrdé luhy nížinných řek	6	11
LBB	<i>Carpinion betuli</i>	Dubohabrové háje	57	57
LBC	<i>Fagion sylvaticae</i>	Květnaté bučiny a jedliny	6	20
LBE	<i>Luzulo-Fagion sylvaticae</i>	Acidofilní bučiny a jedliny	0	3
LDA	<i>Quercion roboris</i>	Západoevropské a středoevropské acidofilní doubravy	102	72
XEA	<i>Fragarion vescae</i>	Bylinná vegetace pasek a narušovaných stanovišť v lesním prostředí	7	15
ostatní			5	8

Mezi původním a novým snímkem na téže ploše se změnilo zařazení do svazu na 79 plochách (asociace se změnila v čase na 121 plochách), viz Tab. II v Příloze. Svaz *Quercion roboris* zanikl na 41 plochách (zůstal zachován na 61 plochách původního výskytu), obvykle byl nahrazen svazy *Carpinion betuli* (19 ploch), *Fagion sylvaticae* (8 ploch) a *Fragarion vescae* (6 ploch). Na 20 plochách zanikl svaz *Carpinion betuli* (zůstal zachován na 37 plochách původního výskytu), který byl nejčastěji nahrazen svazy *Quercion roboris* (7 plochy) a *Fragarion vescae* (5 ploch).

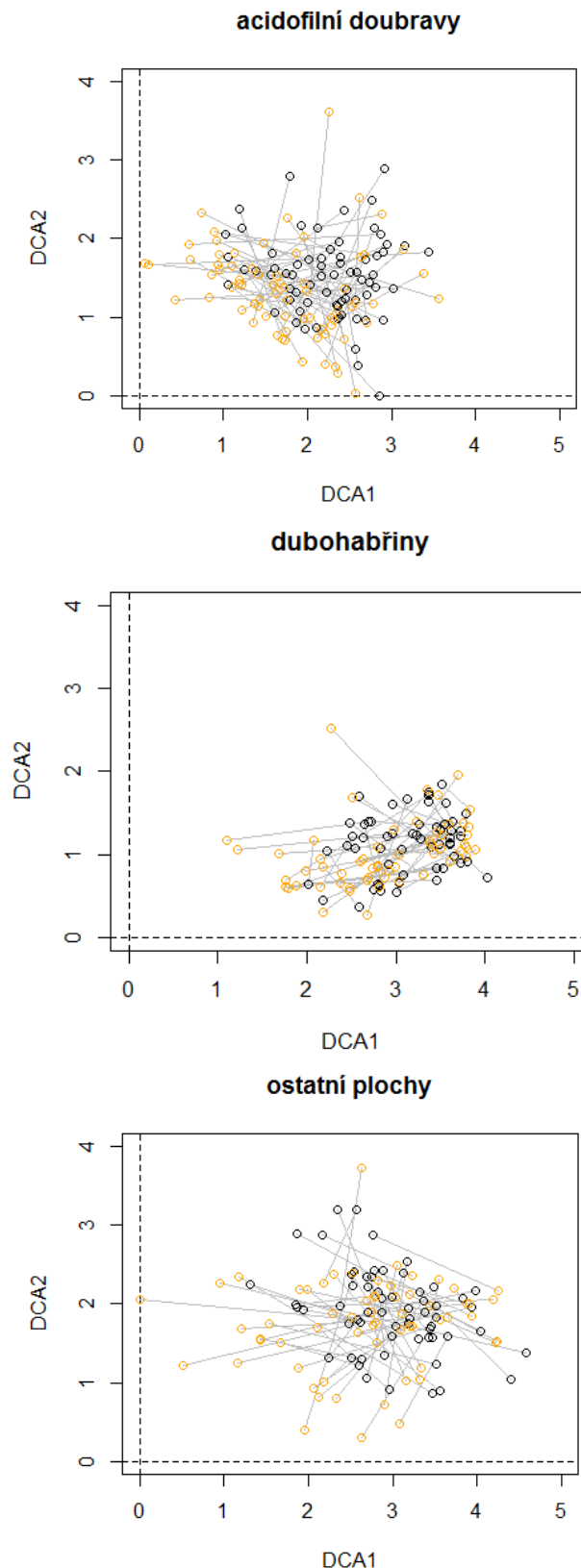
Zajímavé je, že na 4 plochách (z původních 7) zanikl i svaz *Fragarion vescae*, který byl nahrazen svazy *Alnion incanae* (1 plocha), *Fagion sylvaticae* (2 plochy) a *Quercion roboris* (1 plocha). Je tedy zřejmé, že dochází k mírné fluktuaci vegetace všemi směry (převážně mezi nejčastěji zastoupenými svazy) a důležitý je pravděpodobně spíš převažující (souhrnný) trend.

3.2 Změna druhového složení

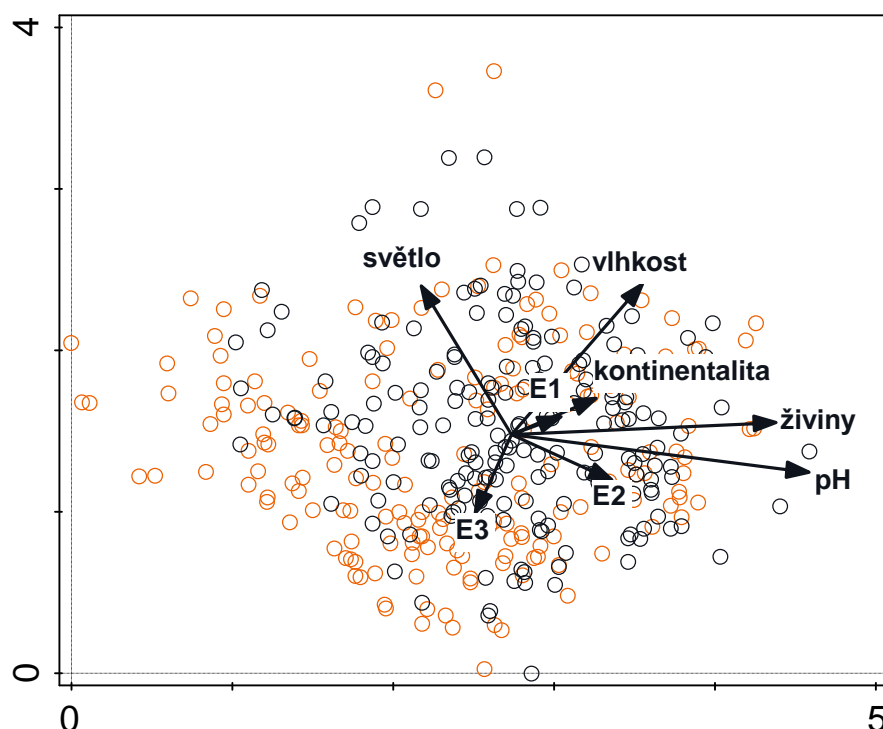
Také z ordinačních analýz bylinného patra je zřejmé, že se celkové složení vegetace změnilo. Posun ve společenstvech mezi původními a opakovanými snímky je patrný na Obr. 4 (analýza DCA). Protože se analýza týká širokého vegetačního spektra (délka gradientu 4,8 SD jednotek), jsou pro přehlednost grafy jsou rozděleny podle klasifikace do vegetačního svazu nového snímku do 3 skupin (2 nejčastěji zastoupené svazy a ostatní). Je patrné, že hlavní směr změny je u všech typů podobný, ačkoliv je nejlépe vidět u acidofilních doubrav (*Quercion roboris*). Směr posunu k pravému hornímu rohu ordinačních diagramů vizuálně nejlépe koresponduje s Ellenbergovou indikační hodnotou pro vlhkost promítnutou jako pasivní proměnná do grafu DCA (Obr. 5). To odpovídá i výše uvedené změně svazů, do kterých byla vegetace klasifikována. Celkový trend odpovídá tzv. mezofytizaci (zvlhčování spojené s eutrofizací).

Na grafech rozdělených podle vegetačních skupin i na celkovém grafu je vidět, že soubor nových snímků má menší vnitřní variabilitu než soubor původních snímků. Ukazuje se také, že dubohabřiny mají menší vnitřní variabilitu v porovnání s acidofilními doubravami. Graf pro ostatní vegetační svazy (kromě acidofilních doubrav a dubohabřin) také ukazuje celkový směr změny, ale pochopitelně má velkou vnitřní variabilitu, protože zahrnuje velmi různorodé typy vegetace.

Časová změna vysvětluje 7 % z celkové variability druhového složení vegetace (analýza CCA s příslušnostmi snímků k plochám jako kovariátami, 2. osa vysvětluje 4,2 %). Permutační test průkaznosti kanonické osy při 999 permutacích omezených v rámci páru ploch vyšel statisticky průkazně (pseudo-F=14,1; $p = 0,001$).



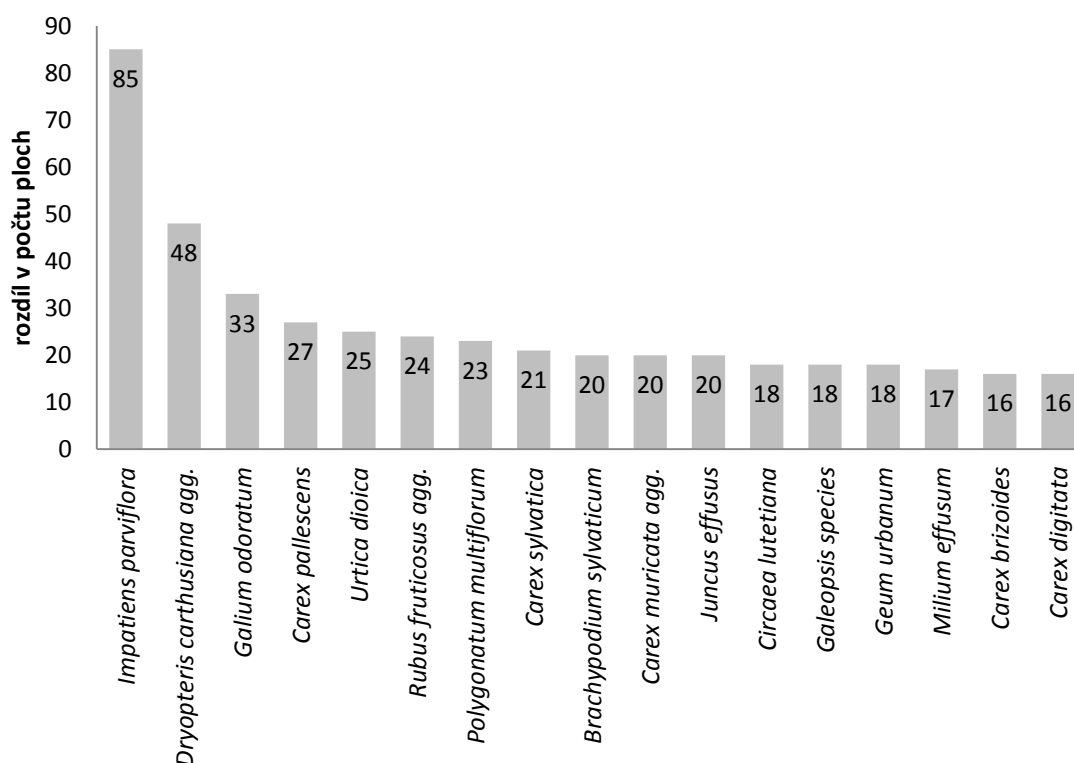
Obr. 4: **Změna druhového složení vegetace** na plochách. Analýza DCA. Spojené dvojice bodů jsou snímky z jedné plochy rozlišené na původní z let 1957–1968 (oranžové body) a nové z let 2011–2013 (černé body). Zobrazena je první (7,47 % vysvětlené variability v datech) a druhá osa (4,51 % vysvětlené variability). Pro lepší interpretaci je zobrazení rozděleno do tří grafů podle vegetace – dubohabřiny (svaz *Carpinion betuli*, 57 párů snímků), acidofilní doubravy (svaz *Quercion roboris*, 72 párů snímků) a ostatní typy vegetace (viz Tab. 4, 61 párů snímků).



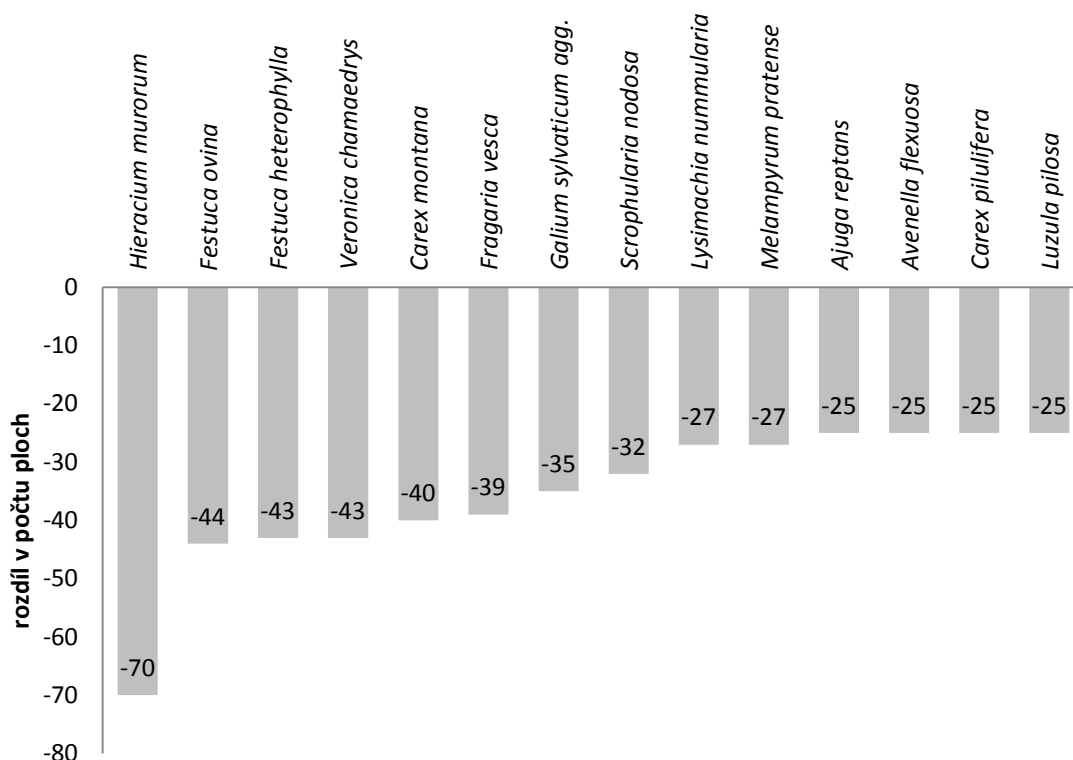
Obr. 5: **Analýza DCA.** Body představují snímky rozlišené na původní z let 1957–1968 (oranžové body) a nové z let 2011–2013 (černé body). Do grafu jsou pasivně promítnuty statisticky významné ($p < 0,05$) Ellenbergovy indikační hodnoty (EIH) a pokryvnosti jednotlivých vegetačních pater. Jsou to EIH pro živiny, vlhkost, světlo, kontinentalitu a půdní reakci (pH); pokryvnost stromového patra (E3), keřového patra (E2) a bylinného patra (E1).

Z celkového počtu 326 druhů bylinného patra (bez juvenilních dřevin), které se v celém souboru vyskytovaly, má 48 druhů signifikantní vazbu (fidelita, ϕ koeficient, $p < 0,05$ při Fisherově testu) na původní snímky a 29 druhů vazbu na nové snímky (viz Tab. IV v Příloze). Více druhů na plochách ubylo, než přibýlo (Obr. 6 a Obr. 7). Druhy, které ubyly/přibýly se zcela nepřekrývají s druhy s druhy s vysokou mírou fidelity ke původním/novým snímkům. Přesto ty druhy, které nejvíce ubyly/přibýly (ve více než 35 snímcích), mají i nejvyšší míru fidelity k původním/novým snímkům. Z více než 10 ploch zmizely ale také například *Calamagrostis arundinacea*, *Hypericum perforatum*, *Melica nutans* a *Fragaria moschata*, které nemají k původním snímkům signifikantní fidelitu. Pouze druh *Stelaria holostea* přibyl na více než 10 plochách a zároveň není signifikantně vázaný na nové snímky.

Přibývají obvykle lesní mezofilní druhy (*Dryopteris carthusiana*, *Galium odoratum*, *Carex sylvatica*, *Brachypodium sylvaticum*) a druhy náročné na živiny a vlhkost (*Urtica dioica*, *Galeopsis sp.*, *Juncus effusus*, *Geum urbanum*). Druhy náročné na živiny se na plochách často vyskytují v případě drobných disturbancí způsobených zvěří a lesní technikou, na kterých se také častěji vyskytují různé louže atp. Přesto výrazně nepřibývají druhy vyžadující prosvětlení zápoje. Naopak mezi ubývajícími jsou převážně druhy světlejších a snad mírně teplejších stanovišť (*Festuca heterophylla*, *Veronica chamaedrys*, *Fragaria vesca*) a druhy živinami chudého (*Carex montana*, *Melampyrum pratense*), kyselého prostředí (*Festuca ovina*, *Avenella flexuosa*).



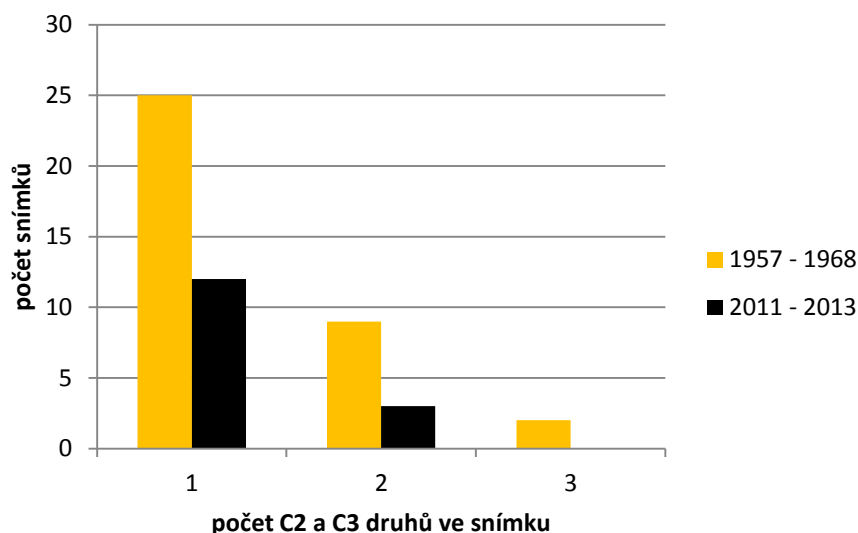
Obr. 6: **Druhy, u kterých vzrostl počet ploch**, v nichž se vyskytují, o 15 snímků a více. Znázorněn rozdíl počtu snímků, kde se druhy vyskytovaly dříve oproti tomu, kde byly zaznamenány nyní.



Obr. 7: **Druhy, u kterých poklesl počet ploch**, v nichž se vyskytují, o 25 snímků a více. Znázorněn rozdíl počtu snímků, kde se druhy vyskytovaly dříve oproti tomu, kde byly zaznamenány nyní.

Ohrožené druhy kategorií C2 a C3 ve studované oblasti zřetelně ubyly. C1 druhy se v celém souboru nových i původních snímků nevyskytují vůbec. Počty snímků, kde se vyskytovaly ohrožené druhy, jsou uvedeny na Obr. 8, ze kterého je zřejmé, že i v souboru původních snímků se vyskytovaly ohrožené druhy jen na malém množství ploch. Nejzřetelněji ubyly druhy *Platanthera bifolia* (dříve na 25 plochách, dnes na 3 plochách, avšak jiných než původně) a *Melica picta* (dříve na 11 plochách, dnes na 3 plochách). Zcela zmizely již dříve se vzácně vyskytující (obvykle na 1, maximálně na 3 plochách) druhy *Epipactis atrorubens*, *Potentilla alba*, *Carex umbrosa*, *Dictamnus albus*, *Lactuca quercina*, *Lathyrus linifolius* a *Vicia cassubica*. *Orthilia secunda* je stále pouze na jedné z ploch, výrazně zde ale zvětšila svojí pokryvnost. Naopak se nově objevily druhy *Aconitum variegatum*, *Aquilegia vulgaris*, *Epipactis purpurata*, *Hieracium bifidum* a *Sorbus aria*. Druhy *Rubus saxatilis* a *Monotropa hypopitys* přibýly na dalších plochách oproti původnímu snímkování.

I změny ve frekvenci ohrožených druhů ukazují na úbytek světlých a teplých lesních stanovišť ve prospěch vlhčích a úživnějších, tzv. mezofytizaci.

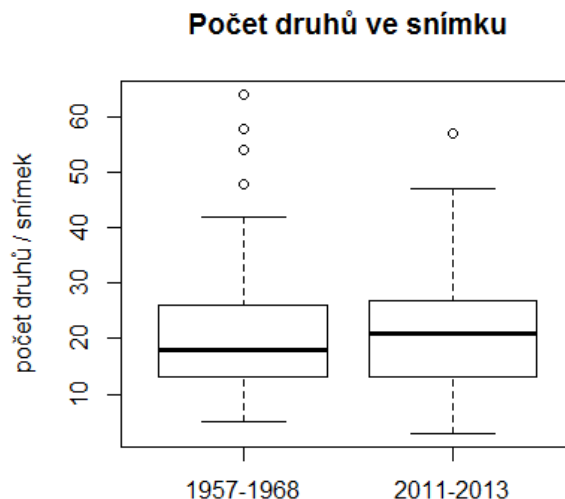


Obr. 8: Histogram výskytu **ohrožených druhů** (spojené kategorie C2 a C3) v souboru původních a nových snímků. Je patrný úbytek snímků s výskytem ohrožených druhů.

3.3 Změna diverzity

V souboru původních snímků se v bylinném patře vyskytovalo celkem 280 druhů, v souboru nových snímků 281 druhů. Celkový počet druhů ve snímkové vegetaci v oblasti se tedy nezměnil.

Alfa diverzita vyjádřená jako počet druhů na plochu se také mezi souborem původních a souborem nových snímků signifikantně neliší (Wilcoxonův test, $p = 0,51$, Obr. 9). Průměrný počet druhů ve snímku je v obou souborech téměř stejný (20 v původních a 21 v nových snímcích), ale medián se mírně zvýšil (18 v původních a 21 v nových snímcích). Naopak extrémní hodnoty poklesly. Minimální počet druhů z 5 na pouhé 3 druhy ve snímku a maximální počet druhů z 64 (LBB → XEA) na 57 (Carpinion) ve snímku. Všechny čtyři snímky s minimálním počtem druhů jsou acidofilní doubravy (svaz *Quercion roboris*). V souboru původních snímků byly 3 plochy s pěti druhy, dvě z nich zůstaly přiřazeny do svazu *Quercion roboris*, na jedné se vegetace druhově obohatila a změnila na svaz *Fragarion vescae*. V souboru nových snímků byl pouze jeden se třemi druhy a to na ploše, která sice také dříve byla řazena mezi acidofilní doubravy, ale byla výrazně druhově bohatší (21 druhů). Obě druhově nejbohatší plochy z každého souboru byly dubohabřiny (*Carpinion betuli*).

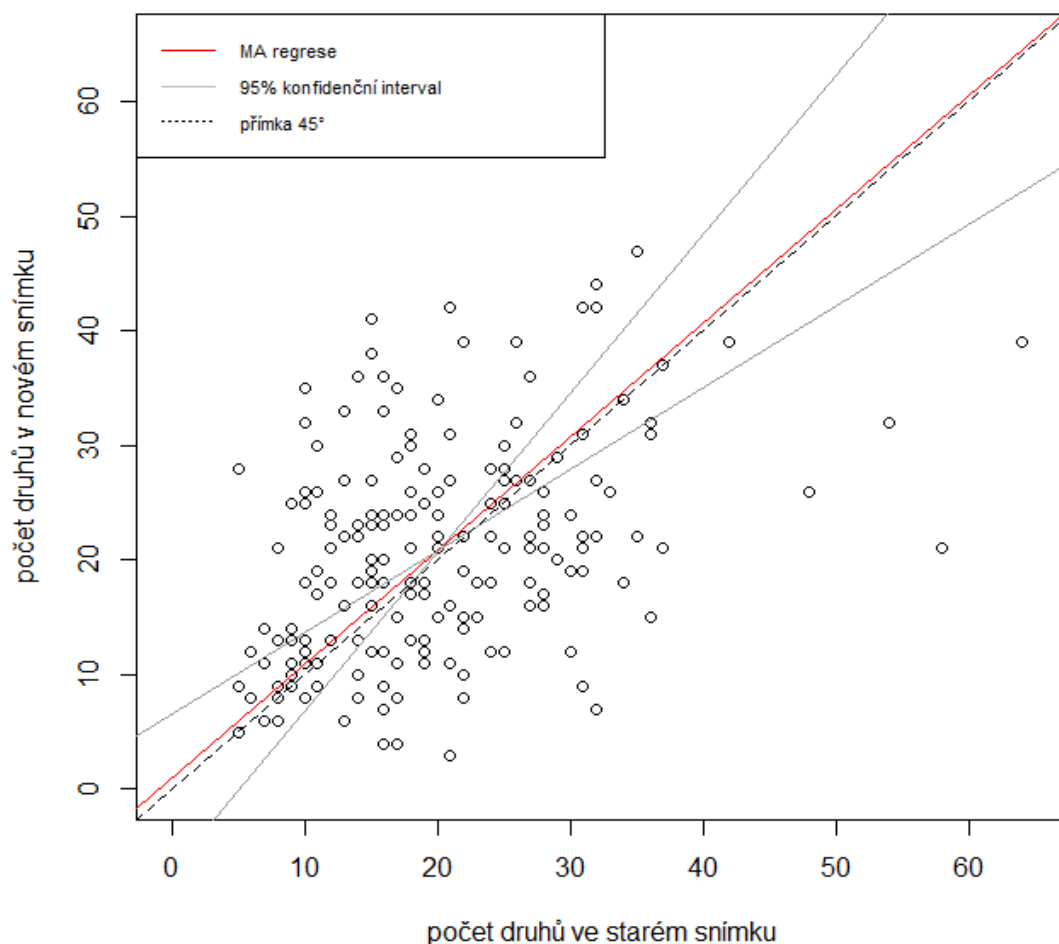


Obr. 9: Rozložení **druhové bohatosti** starého a nového souboru snímků. Rozdíl mezi soubory není průkazný (Wilcoxonův test, $p = 0,51$). V krabicových diagramech je zobrazen medián hodnot, box ukazuje horní a spodní kvartil, úsečky značí rozpětí a body jsou odlehle hodnoty dále než $3/2$ mezikvartilového rozpětí.

Výrazně ochuzené plochy (o 20 a více druhů, na Obr. 10 v pravém dolním rohu) jsou vegetačně poměrně variabilní. Z celkového počtu sedmi takových ploch dříve byly čtyři svazu *Carpinion betuli* (dvě v Jabkenické oboře se změnila na *Fragarion vescae*, dvě zůstaly dubohabřinami), dvě svazu *Quercion roboris* (jedna z nich se změnila na *Carpinion betuli*, jedna zůstala) a jedna svazu *Alnion incanae* (dříve i nyní). Na grafu výrazně oddělené 4 plochy jsou všechny svazu *Carpinion betuli*. Na druhově obohacených plochách se kromě poklesu Shannonova indexu (párový t-test, $p < 0,05$) a poklesu pokryvnosti bylinného patra (párový t-test, $p < 0,01$) nezměnila žádná ze sledovaných charakteristik prostředí. Pokryvnost E1 sice klesla v průměru o více než polovinu (91%), přesto jsou plochy stále na úrovni horního kvartilu celého souboru, jako byly dříve (46%). Dřívější průměrná hodnota Shannonova indexu těchto ploch byla v průměru jedna z nejvyšších (3,33), dnes je mírně podprůměrná (2,44).

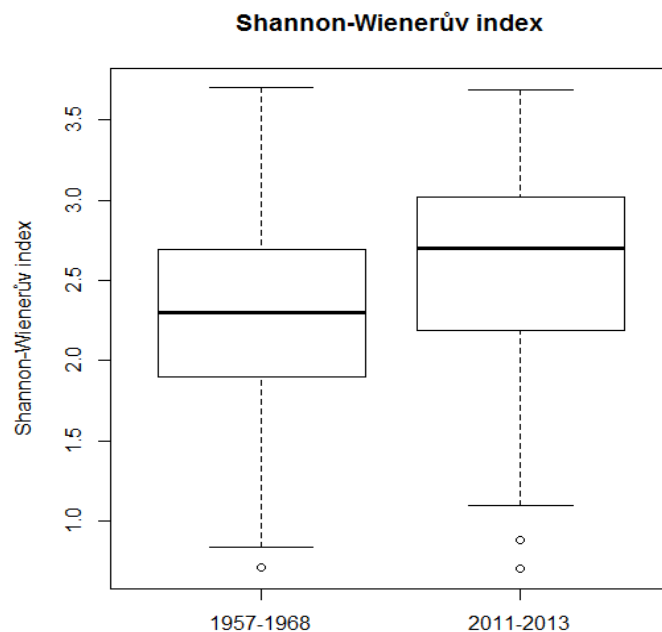
Výrazně druhově obohacené plochy (o 20 a více druhů, na Obr. 10 v levém horním rohu) jsou také vegetačně různorodé. Z celkového počtu deseti takových ploch původně byly čtyři svazu *Quercion roboris* (dvě se posunuly ke svazu *Fragarion vescae*, dvě se nezměnily), dvě svazu *Carpinion betuli* (jedna zůstala a jedna se změnila na *Fragarion vescae*), dvě svazu *Fagion sylvaticae* (jedna se změnila na *Fragarion vescae*, druhá na *Sambuco-Salicion capreae*), jedna svazu *Sambuco-Salicion capreae* (posunula se do *Carpinion betuli*) a jedna svazu *Fragarion vescae*, která se nezměnila. Svaz *Fragarion vescae* se nově vyvinul na 12 plochách, z toho na čtyřech výrazně vzrostl počet druhů a na dvou výrazně počet druhů poklesl (tyto plochy se nacházejí v oboře Jabkenice obnovené mezi vznikem původních a nových snímků, změna disturbancí je tedy obzvláště výrazná). Na druhově výrazně obohacených plochách kromě nárůstu

Shannonova indexu (z 2,02 na 3,28, párový t-test, $p < 0,001$) narostla i průměrná EIH pro živiny (z 4,45 na 5,09, párový t-test, $p < 0,05$). Průměrná pokryvnost stromového patra poklesla (z 89 % na 62 %, párový t-test, $p < 0,01$) stejně jako pokryvnost bylinného patra (z 60 % na 33 %, párový t-test, $p = 0,06$). Změna těchto podmínek prostředí souhlasí se změnou vegetačního typu.



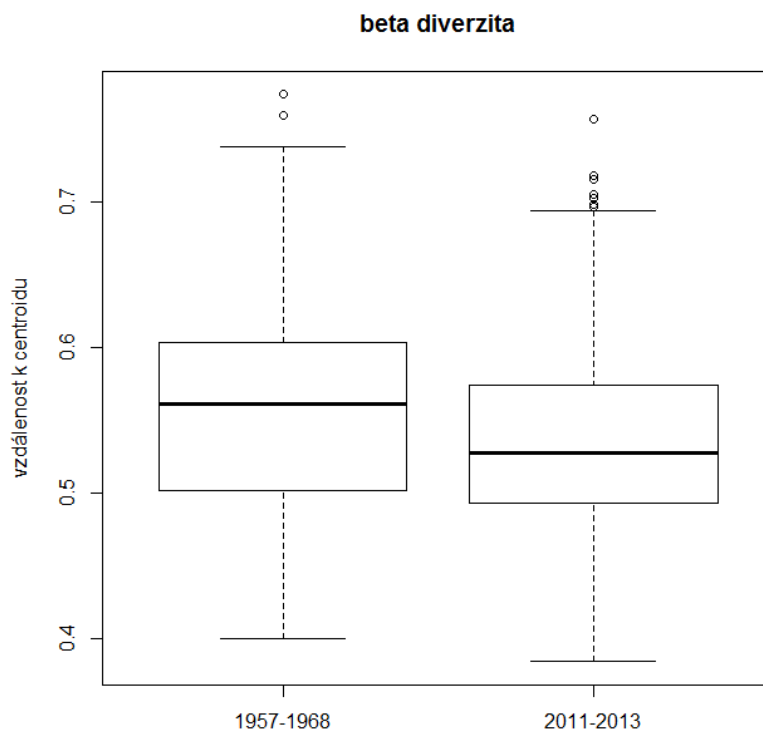
Obr. 10: Vztah mezi **počtem druhů ve starém a novém snímku**. Plná červená přímka je lineární regresní přímka vztahu (metoda Major Axis), šedé přímky znázorňují 95% interval spolehlivosti, čárkovaná přímka je nulová hypotéza. Přímka vztahu téměř splývá s nulovou hypotézou, což naznačuje, že nedošlo ke změně druhové bohatosti ploch.

Shannon-Wienerův index se ale signifikantně zvýšil (Wilcoxonův test, $p < 0,001$, Obr. 11), vyrovnanost v rámci ploch se tedy zvýšila. Shannon-Wienerův index závisí kromě počtu druhů ve snímku i na jejich abundancích (pokryvnostech), jeho zvýšení tedy může souviset i se změnou pokryvností jednotlivých pater.



Obr. 11: Změna **alfa-diverzity** vyjádřené pomocí Shannon-Wienerova indexu, $p < 0,001$. V krabicových diagramech je zobrazen medián hodnot, box ukazuje horní a spodní kvartil, úsečky značí rozpětí a body jsou odlehle hodnoty dále než $3/2$ mezikvartilového rozptylu.

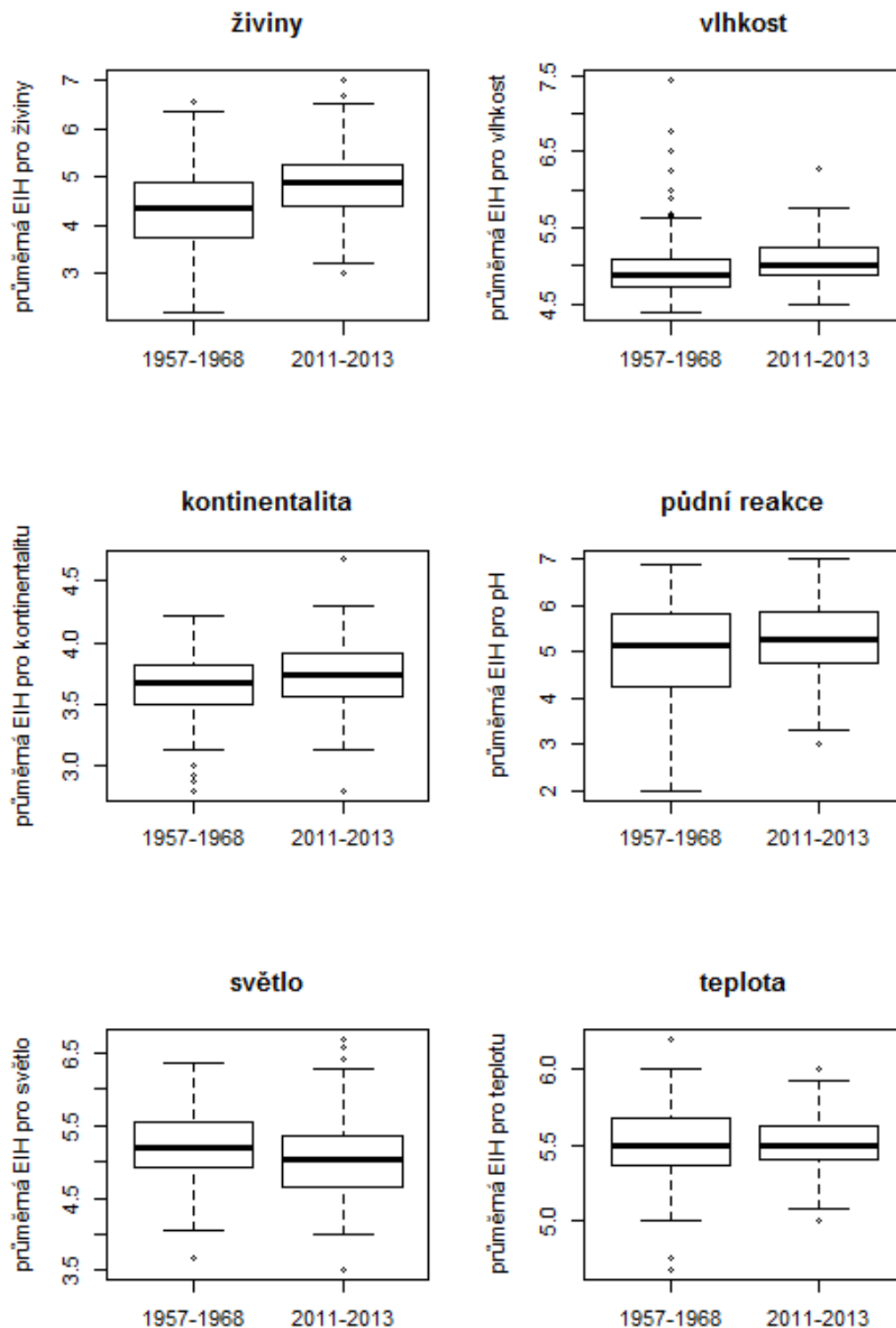
Beta diverzita měřená jako vzdálenost snímků od centroidu daného podsouboru v mnohorozměrném prostoru mírně klesla (permutační test s 999 permutacemi, $p < 0,01$, Obr. 12), lze se tedy domnívat, že došlo k homogenizaci vegetace na zkoumaném území.



Obr. 12: Srovnávání **heterogenity vegetace** metodou PERMDISP. Vzdálenosti jednotlivých snímků od centroidu dané skupiny v mnohorozměrném prostoru, $p < 0,01$. V krabicových diagramech je zobrazen medián hodnot, box ukazuje horní a spodní kvartil, úsečky značí rozpětí a body jsou odlehlé hodnoty dále než $3/2$ mezikvartilového rozptylu.

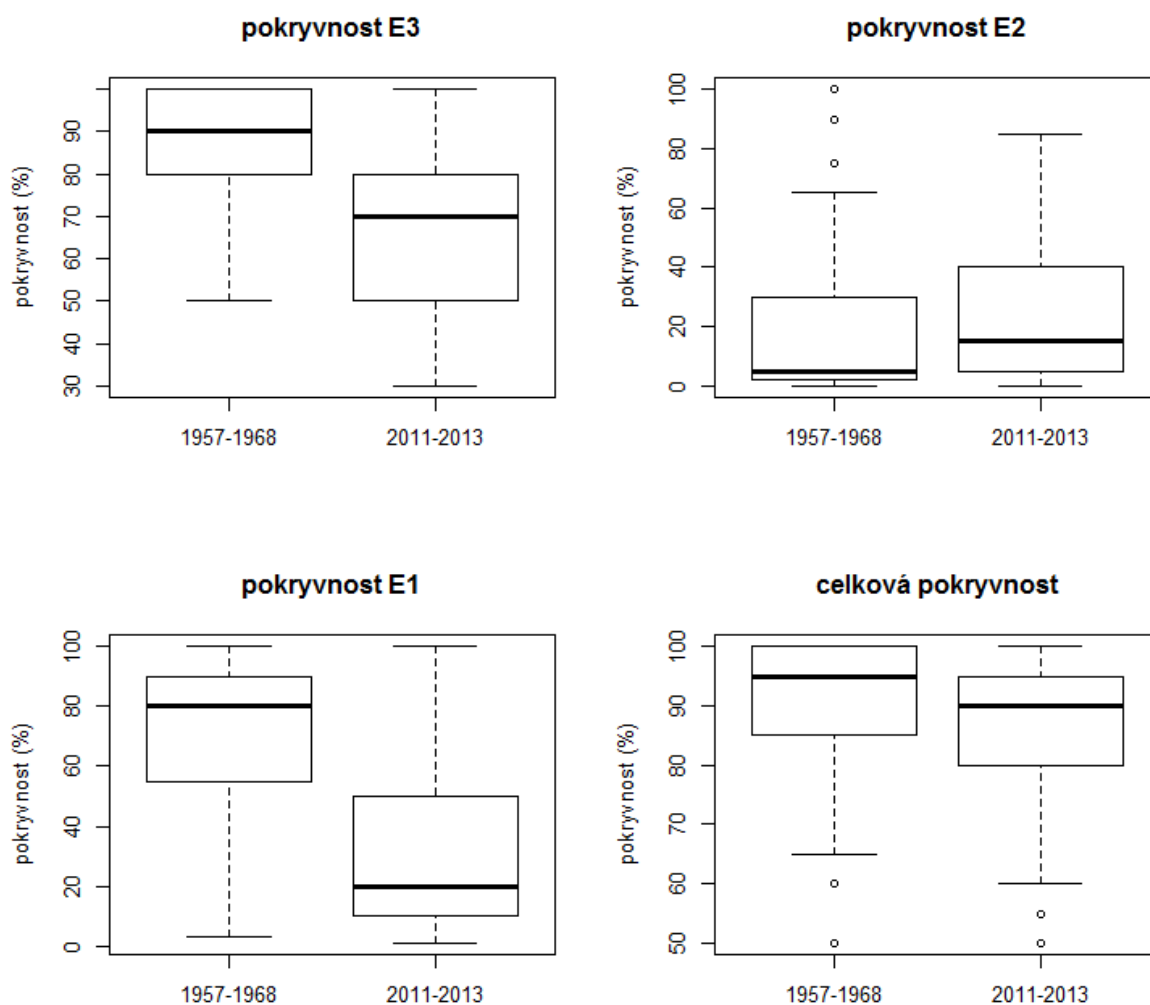
3.4 Změna podmínek prostředí

Srovnání průměrných Ellenbergových indikačních hodnot (EIH) pro snímek mezi oběma soubory snímků ukazuje, že vegetace se posunula směrem k více úživným společenstvům a ke společenstvům stinnějším a vlhkomilnějším (viz Obr. 13). EIH pro živiny se v čase výrazně zvýšily a tato změna je signifikantní ($p < 0,001$). EIH pro půdní reakci, kontinentalitu a vlhkost se mírně a také signifikantně zvýšily (vlhkost $p < 0,001$; kontinentalita $p < 0,05$; pH $p < 0,05$). Naopak průměrné EIH pro světlo se vysoce průkazně snížily ($p < 0,001$). Rozdíl v EIH pro teplotu vyšel nesignifikantně, mediány obou souborů jsou stejné, ale v souboru nových snímků je výrazně menší rozsah hodnot a rozdíl byl testován Wilcoxonovým neparametrickým (tedy slabým) testem. Snížení rozsahu hodnot ukazuje na úbytek teplejších (tedy světlejších) stanovišť, stejně jako chladnějších (stinnějších) lesních stanovišť. Vegetace se posunula ke stinnějšímu lesu s průměrnými teplotními podmínkami a zmizely extrémy.



Obr. 13: Změna průměrných **Ellenbergových indikačních hodnot**. Signifikanční jsou rozdíly pro živiny ($p < 0,001$), vlhkost ($p < 0,001$), kontinentalitu ($p < 0,05$), pH ($p < 0,05$) a světlo ($p < 0,001$), testováno Wilcoxonovým testem. V krabicových diagramech je zobrazen medián hodnot, horní a dolní kvartil, úsečky značí rozpětí mimo extrémy a body jsou odlehlé hodnoty dále než $3/2$ mezikvartilového rozptylu.

Ačkoliv světlo v podrostu podle EIH ubylo, pokryvnost stromového patra se snížila ($p < 0,001$). Pokryvnost keřového patra však vzrostla ($p < 0,01$), je tedy pravděpodobné, že má na bylinnou vegetaci větší vliv. Zajímavý je výrazný pokles pokryvnosti bylinného patra ($p < 0,001$), přes který ale v obou podsouborech je rozsah hodnot stejný. Tento pokles se navíc neodrazil do změny počtu druhů na ploše (viz kapitola 3.3). Změny pokryvností jsou shrnuté na Obr. 14.



Obr. 14: Změna **pokryvnosti jednotlivých pater a celkové pokryvnosti**. Všechny rozdíly jsou signifikantní – pokryvnost E3 ($p < 0,001$), pokryvnost E2 ($p < 0,01$), pokryvnost E1 ($p < 0,001$), celková pokryvnost ($p < 0,001$), testováno Wilcoxonovým testem. V krabicových diagramech je zobrazen medián hodnot, horní a dolní kvartil, úsečky značí rozpětí mimo extrémny a body jsou odlehlé hodnoty dále než $3/2$ mezikvartilového rozpětí.

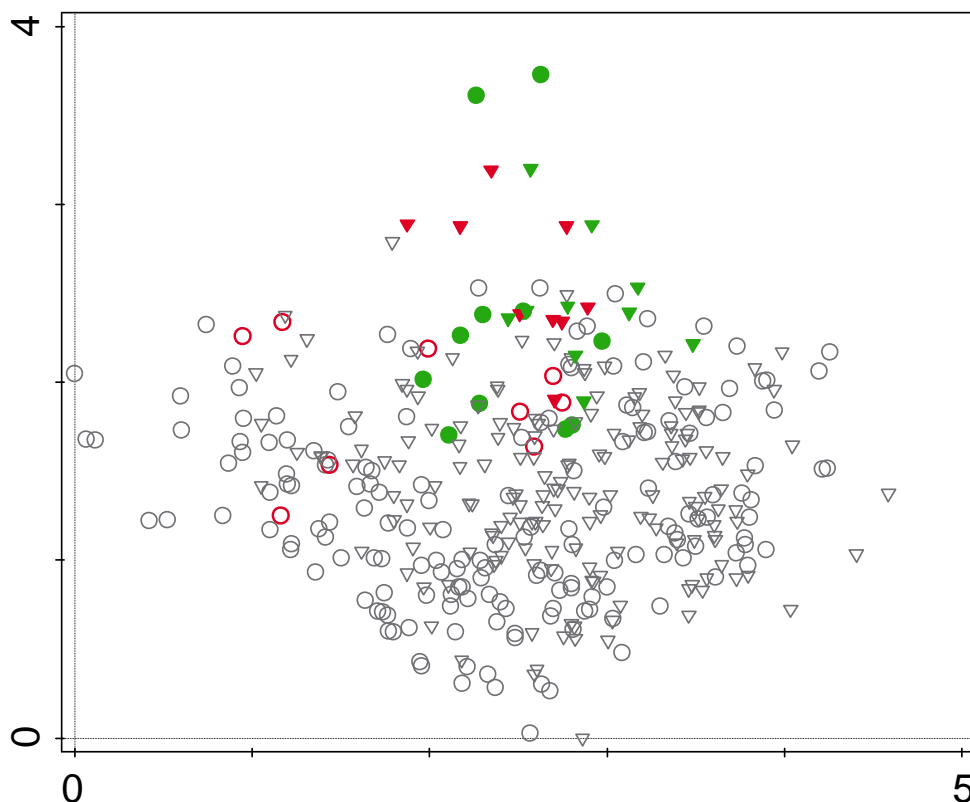
3.5 Vliv obor na změny vegetace

Pro tuto část analýz jsem vybrala z celkového souboru jen 38 ploch s opakovaným snímkem, celkem bylo tedy zahrnuto 76 fytocenologických snímků. Tento soubor jsem rozdělila na dva – oboru Kněžíčky (10 ploch v oboře, 10 ploch v okolí) a oboru Jabkenice (9 ploch v oboře, 9 ploch v okolí), protože každá z obor měla odlišnou historii a proto i odlišný posun ve vegetaci.

Snímky v oborách z hlediska klasifikace nejčastěji odpovídaly svazům *Fragarion vescae* (6 snímků původních a 4 nové), *Quercion roboris* (6 snímků původních a 3 nové) a *Fagion sylvaticae* (2 snímky původní a 6 nových). Mezi původními snímky je častěji zastoupen také svaz *Carpinion betuli* (3 snímky), mezi nově opakovanými se častěji objevil svaz *Cynosurion cristati* (4 snímky). Ostatní svazy se vyskytovaly vzácně nebo vůbec.

Snímky v okolí obor nejčastěji odpovídali svazu *Quercion roboris* (14 snímků původních a 11 nových), případně *Carpinion betuli* (5 snímků původních a 3 nové). Mezi novými snímky byly také zastoupeny bučiny (3 snímky) a po jednom snímku svazy *Impatiens noli-tangere-Stachyon sylvaticae* a *Fragarion vescae*.

Vliv obor na celkový charakter vegetace je velmi výrazný, pravděpodobně pro podobu vegetace významnější než změna v čase (Obr. 15). Navíc tento vliv mění vegetaci poměrně rychle, jak je vidět na příkladu obory Jabkenice (obnovena roku 1964, původní snímky z roku 1962, viz kapitola 2.1.2).

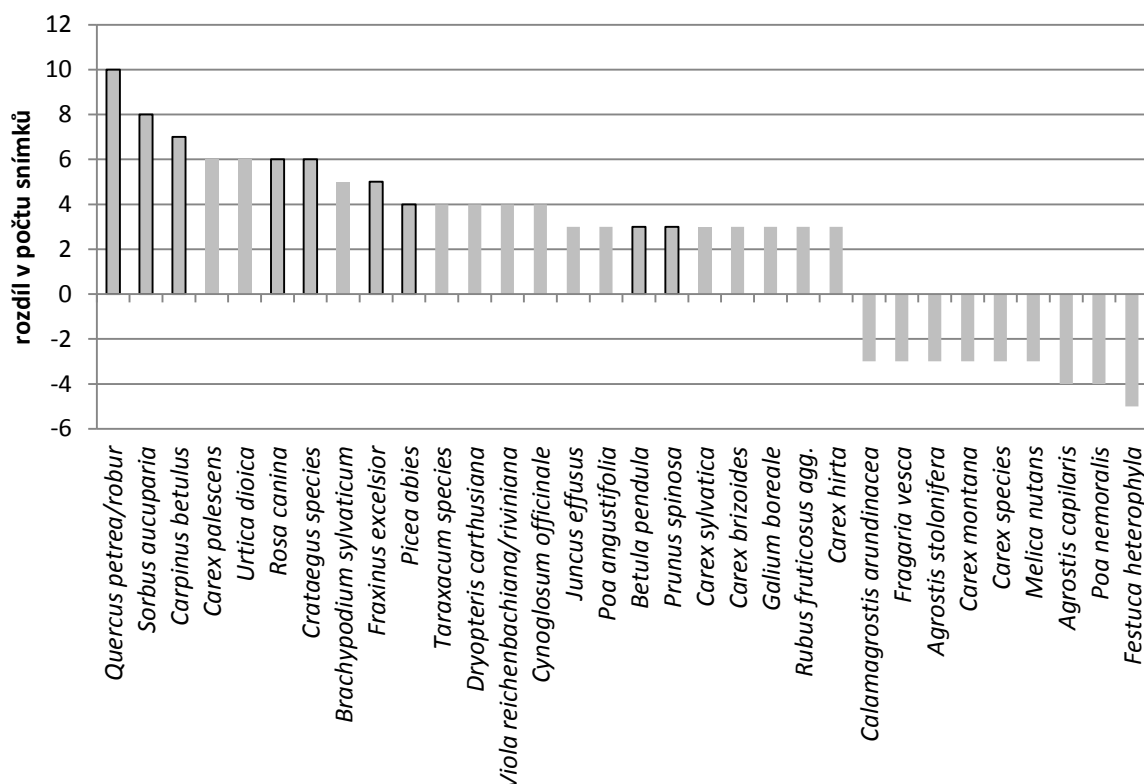


Obr. 15: **Celková variabilita vegetace ve studovaných plochách s vyznačením obor.** Analýza DCA, stejná jako na Obr. 4 včetně zobrazených ordinačních os (první a druhá). Body představují snímky rozlišené na původní (kruhy) a nové (trojúhelníky), v oboře (plné symboly) a mimo oboru (prázdné symboly). Zeleně jsou znázorněny snímky v oboře Kněžičky, červeně na území obory Jabkenice.

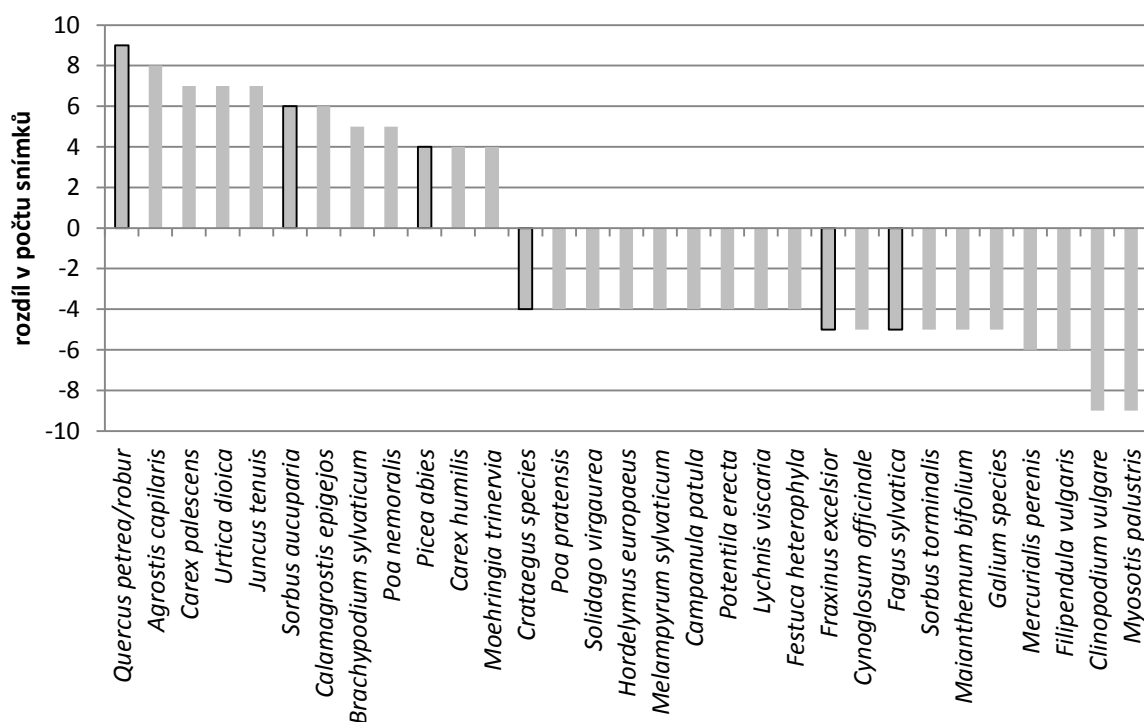
3.5.1 Změna druhového složení v oborách a v jejich okolí

Na plochách v celém souboru se vyskytovalo 209 druhů bylin a semenáčků dřevin. V oborách bylo celkem 128 těchto druhů a 159 druhů bylo mimo obory. V oboře Kněžičky více druhů přibýlo (64) než ubylo (39). V bylinném patře přibývají především semenáčky dřevin a traviny, mezi ubývajícími druhy je také velké množství travin (Obr. 16). Přibývající druhy jsou především vlhkomilné, stínomilné nebo druhy živinami bohatších stanovišť. Ubývají především světlomilné druhy. Ve výběru ploch v okolí obory Kněžičky přibýlo 43 a ubylo 39 druhů, semenáčky dřevin opět častěji přibývaly, než ubývaly (Obr. 18).

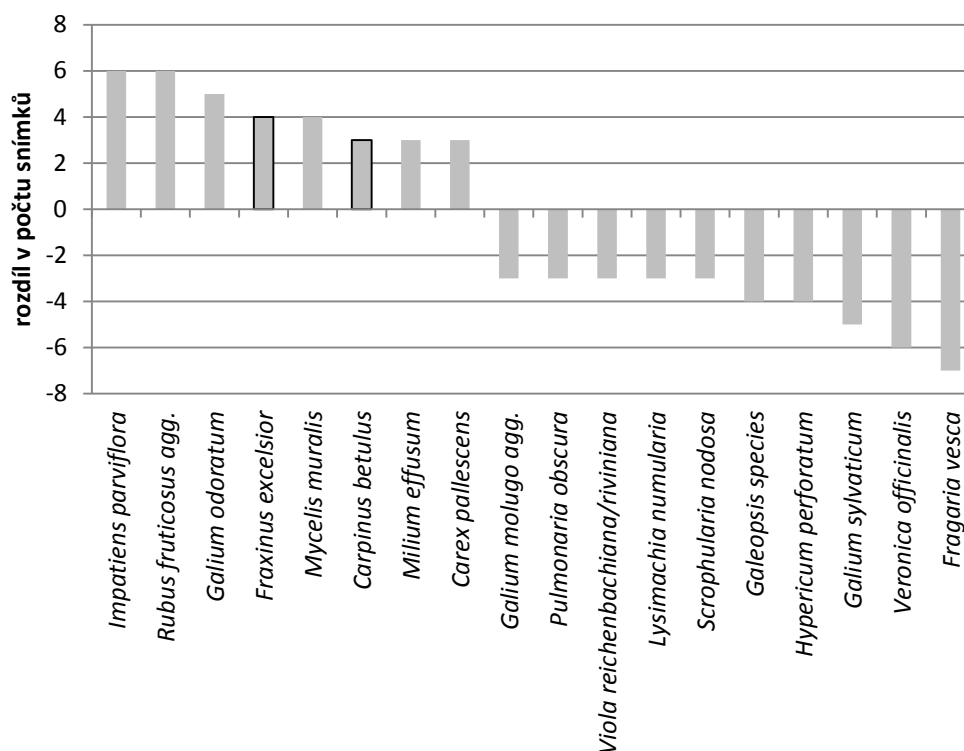
Na území obory Jabkenice přibýlo 52 druhů, zatímco 80 druhů ubylo. V bylinném patře také poměrně více přibývají semenáčky dřevin a traviny, zvláště na živiny a vlhkost náročnější druhy dřevin ale ubývají (Obr. 17). Ve výběru ploch v okolí obory Jabkenice přibýlo 34 druhů a ubylo 49 druhů. V tomto souboru je patrný především úbytek hájových druhů bylin, semenáčky dřevin stejně jako v ostatních souborech častěji přibývaly, než ubývaly (Obr. 19).



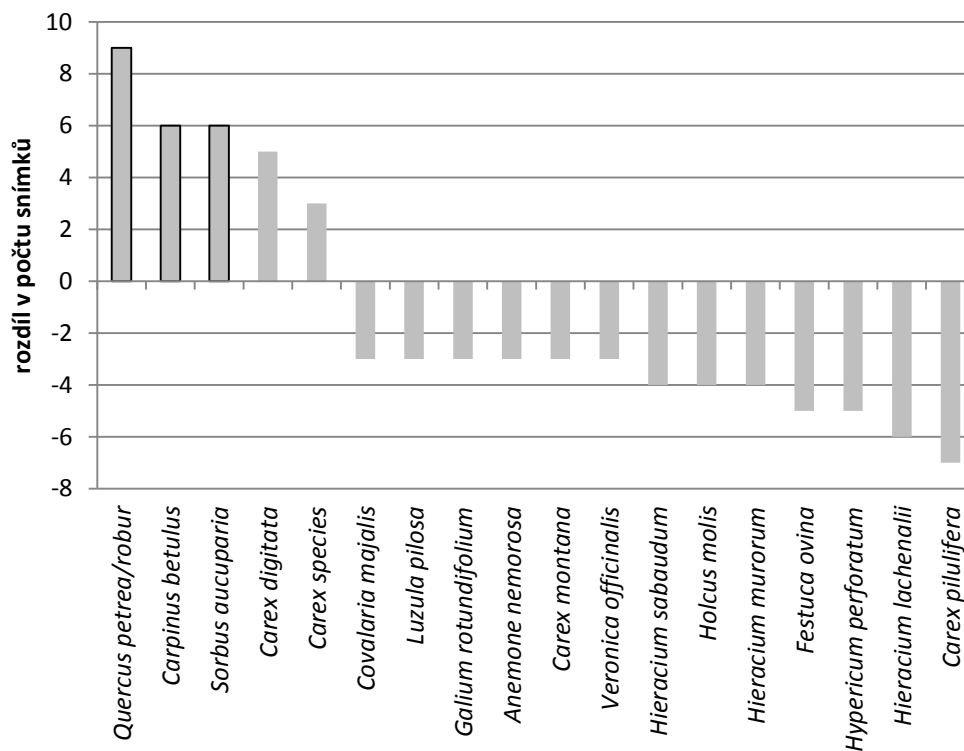
Obr. 16: **Druhy bylinného patra** (včetně semenáčků dřevin), u kterých o více než 3 vzrostl (kladné hodnoty) nebo poklesl (záporné hodnoty) výskyt v plochách v oboře Kněžičky. Zvýrazněny černým okrajem jsou sloupce pro druhy dřevin.



Obr. 17: **Druhy bylinného patra** (včetně semenáčků dřevin), u kterých o více než 4 vzrostl (kladné hodnoty) nebo poklesl (záporné hodnoty) výskyt v plochách na území obory Jabkenice. Zvýrazněny černým okrajem jsou sloupce pro druhy dřevin.



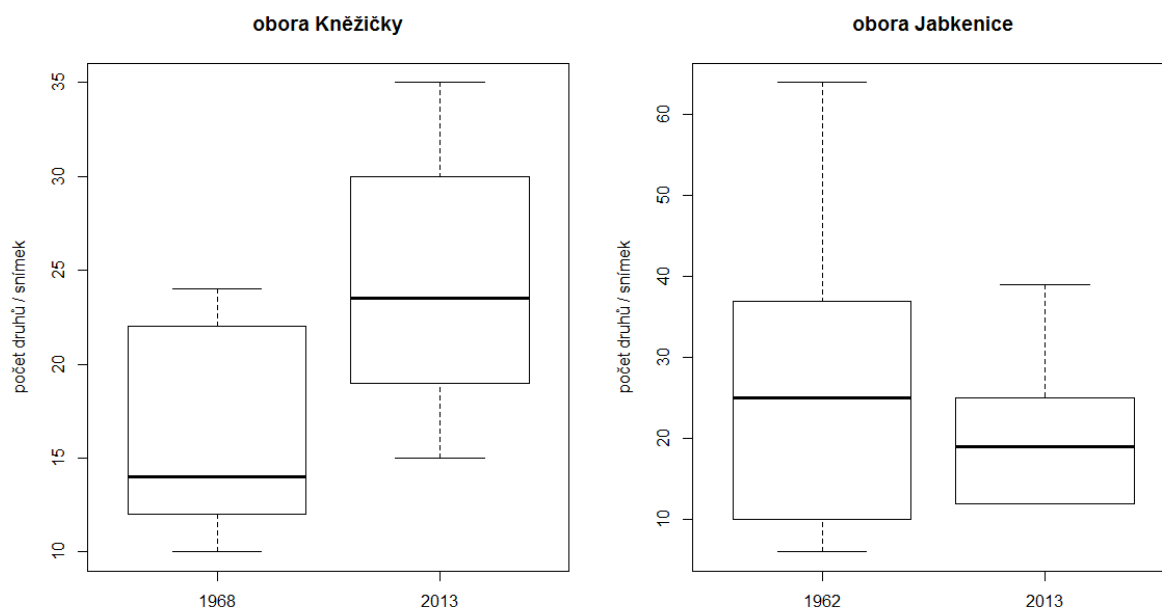
Obr. 18: **Druhy bylinného patra** (včetně semenáčků dřevin), u kterých o více než 3 plochy vzrostl nebo poklesl výskyt v okolí obory **Kněžíčky**, tedy mimo tuto oboru. Zvýrazněny černým okrajem jsou sloupce pro druhy dřevin.



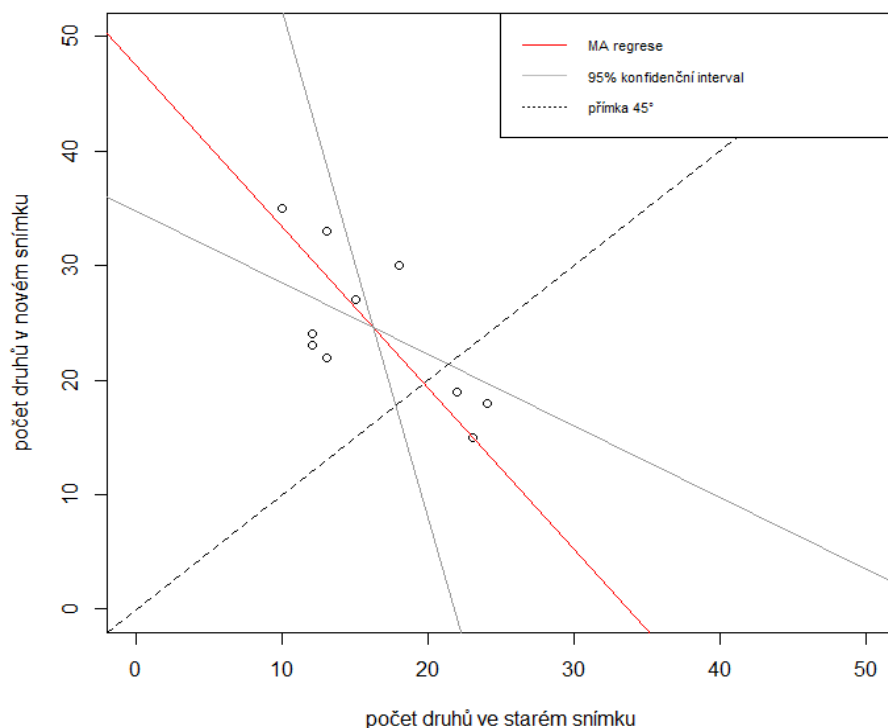
Obr. 19: **Druhy bylinného patra** (včetně semenáčků dřevin), u kterých o více než 3 plochy vzrostl nebo poklesl výskyt v okolí obory **Jabkenice**, tedy mimo tuto oboru. Zvýrazněny černým okrajem jsou sloupce pro druhy dřevin.

3.5.2 Změna diverzity v oborách

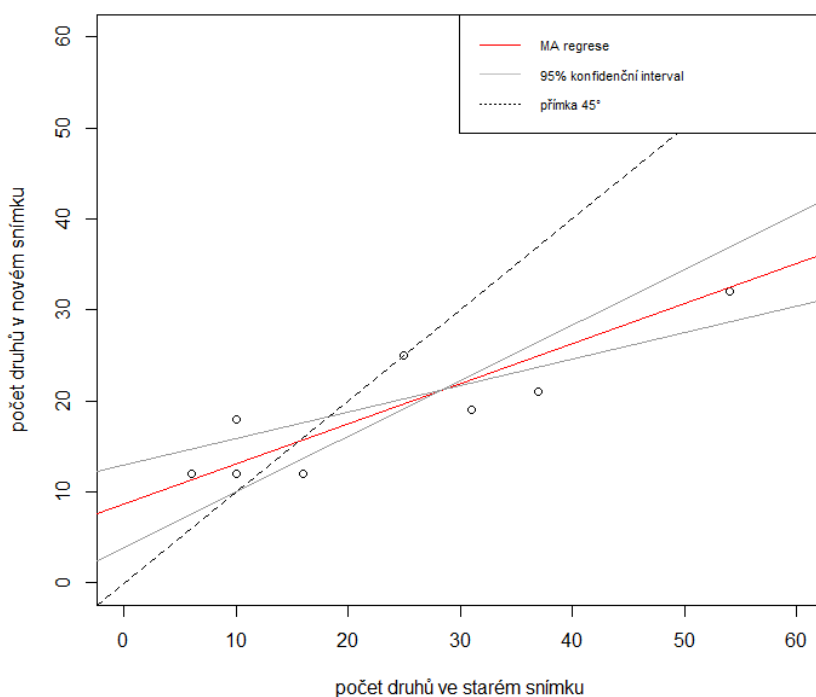
Alfa diverzita vyjádřená jako počet druhů na plochu mezi souborem původních a souborem nových snímků v oboře Kněžičky signifikantně vzrostla (Wilcoxonův test, $p < 0,05$), průměrný počet druhů se zvýšil z 16 na 25 druhů. Zvýšil se i minimální počet druhů na ploše (z 10 na 15), ale nejbohatší plocha má nyní pouze 24 druhů oproti původním 35 (Obr. 20). Celkově platí, že původně nejbohatší snímky jsou nyní druhově nejchudší (druhy mírně ubyly) a naopak druhy výrazně přibýly na původně druhově chudých snímcích (Obr. 21). Také Shannon-Wienerův index (a tedy vyrovnanost) se výrazně a signifikantně zvýšil (Wilcoxonův test, $p < 0,05$). V oboře Jabkenice se počet druhů mírně snížil (průměr z 28 na 21 druhů ve snímku, medián z 25 na 18 druhů ve snímku), ale tato změna není signifikantní (Wilcoxonův test, $p = 0,18$), stejně jako mírné zvýšení průměrného Shannon-Wienerova indexu na snímek (Wilcoxonův test, $p = 0,30$). Zajímavý je nárůst počtu druhů na nejchudším snímku z 6 na 12 druhů a zároveň snížení počtu druhů na nejbohatším snímku z původních 64 druhů na 39 (Obr. 22).



Obr. 20: Rozložení **druhové bohatosti** původního a nového souboru snímků v oborách. V krabicových diagramech je zobrazen medián hodnot, box ukazuje horní a spodní kvartil, úsečky značí rozpětí a body jsou odlehle hodnoty dále než 3/2 mezikvartilového rozptylu.



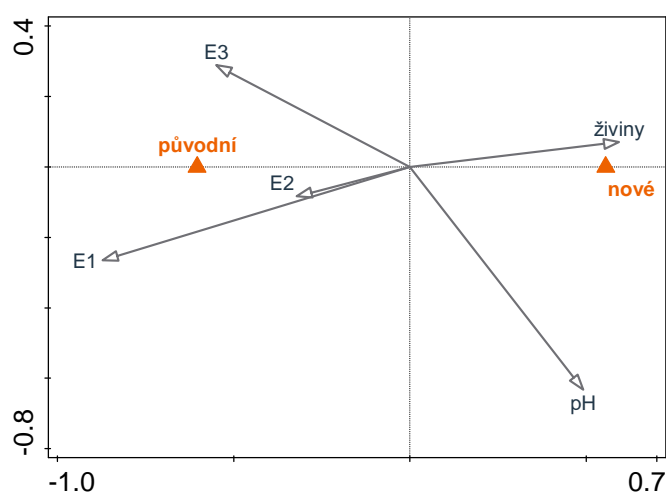
Obr. 21: **Vztah mezi počtem druhů ve starém a novém snímku v oboře Kněžičky.** Plná červená přímka je lineární regresní přímka vztahu (metoda Major Axis), šedé přímky znázorňují 95% konfidenční interval, čárkovaná přímka je nulová hypotéza. Přímka vztahu je téměř kolmá na přímku nulové hypotézy, což naznačuje, že druhově bohaté snímky byly mírně ochuzeny zatímco druhově chudé snímky byly výrazně obohaceny.



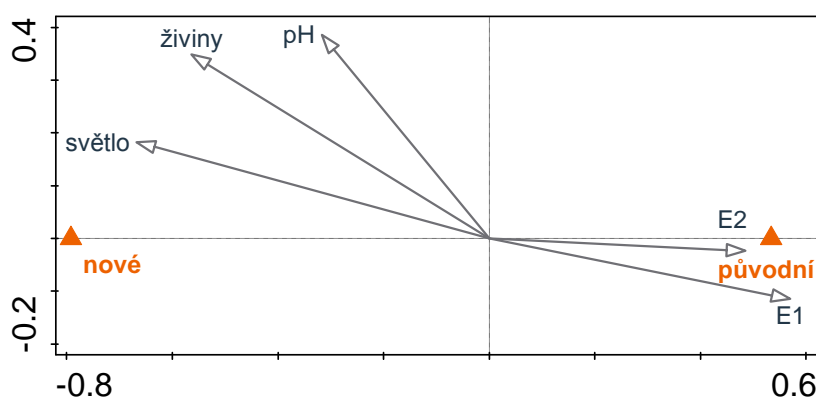
Obr. 22: **Vztah mezi počtem druhů ve starém a novém snímku v oboře Jabkenice.** Plná červená přímka je lineární regresní přímka vztahu (metoda Major Axis), šedé přímky znázorňují 95% konfidenční interval, čárkovaná přímka je nulová hypotéza. Přímka vztahu naznačuje, že druhově bohaté snímky byly ochuzeny zatímco druhově chudé snímky byly mírně obohaceny.

3.5.3 Změna prostředí v oborách a jejich okolí

Srovnání průměrných Ellenbergových indikačních hodnot (EIH) pro snímek ukazuje, že obě obory se v podrostu posunuly k vegetaci eutrofnější. V oboře Kněžíčky se signifikantně zvýšily EIH pro živiny (Wilcoxonův test, $p < 0,01$) a pro pH (Wilcoxonův test, $p < 0,01$), v oboře Jabkenice se zvýšily EIH pro živiny (Wilcoxonův test, $p < 0,01$). V oboře Jabkenice se navíc mezi lety 1962 a 2013 signifikantně zvýšily EIH pro světlo (Wilcoxonův test, $p < 0,05$). Ostatní EIH se v oborách nezměnily nebo se nezměnily signifikantně. Spolu s EIH se změnily signifikantně i pokryvnosti některých pater. Pokryvnosti keřového a bylinného patra poklesly v obou oborách, v oboře Kněžíčky poklesla i pokryvnost patra stromového (Wilcoxonův test, $p < 0,05$). Souhrn změn prostředí v oboře Kněžíčky ukazuje Obr. 23, v oboře Jabkenice Obr. 24.

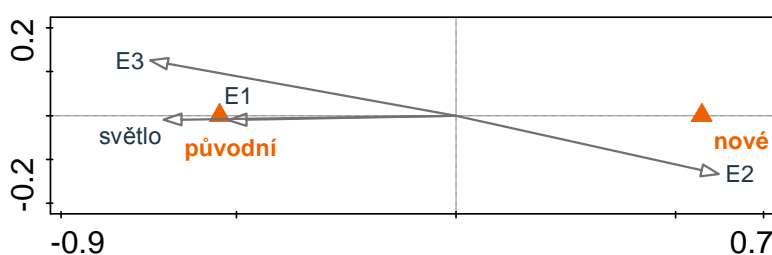


Obr. 23: **Změna prostředí v oboře Kněžíčky.** CCA analýza, kovariáty plochy, 1. osa ~ 25,6 %, 2. osa ~ 16,3%, $p = 0,004$. Zobrazeny jsou pasivně promítnuté proměnné, které se signifikantně změnily. Pokryvnost keřového patra E2, dvojitý binomický test, $p < 0,01$. Pokryvnost bylinného patra E1 ($p < 0,01$) a stromového patra E3 ($p < 0,05$), EIH pro pH ($p < 0,01$) a pro živiny ($p < 0,01$), testovány Wilcoxonovým testem.

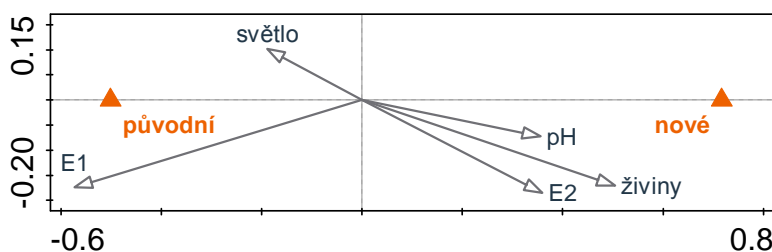


Obr. 24: **Změna prostředí v oboře Jabkenice.** CCA analýza, kovariáty plochy, 1. osa ~ 31,0 %, 2. osa ~ 17,0%, $p = 0,004$. Zobrazeny jsou pasivně promítnuté proměnné, které se signifikantně změnily v oboře nebo v jejím okolí (viz Obr. 5). Pokryvnost bylinného patra E1 ($p < 0,05$) a keřového patra E2 ($p < 0,01$), EIH pro světlo ($p < 0,05$) a pro živiny ($p < 0,01$), testováno Wilcoxonovým testem.

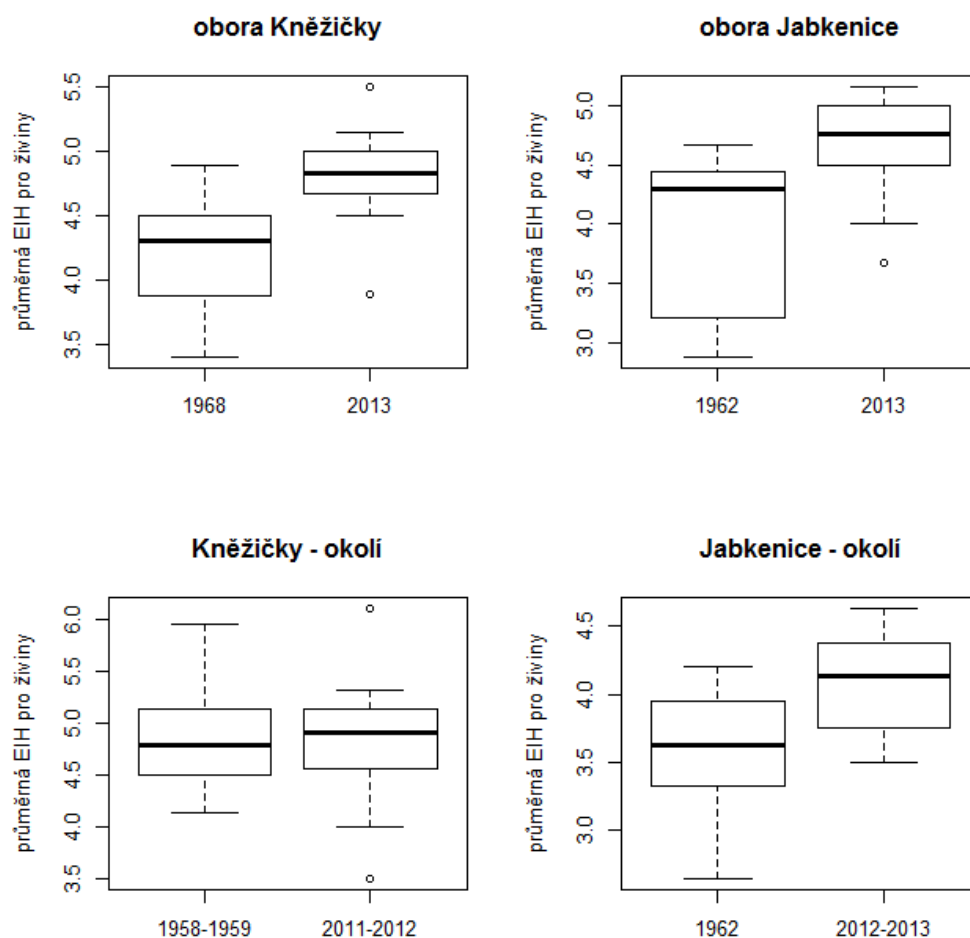
Nejvýraznějším rozdílem ve změně podmínek prostředí v oborách a v jejich okolí je změna pokryvnosti keřového patra (Obr. 29). Zatímco v oborách keřové patro ubývá, na okolních plochách naopak signifikantně přibývá. S tím pravděpodobně souvisí i posun vegetace podrostu mimo obory směrem ke stínomilnější vegetaci (nižší EIH pro světlo, viz Obr. 28). Medián EIH pro světlo je na snímcích v oboře typicky okolo 6, na snímcích mimo oboru (nebo v nefunkční oboře) méně než 5,5. Stejně jako v oborách se i v okolní krajině zvyšuje úživnost stanovišť (EIH pro živiny a pH roste). Obr. 27 ukazuje, že mediány průměrných EIH pro živiny se zvýšily všude přibližně stejně (o 0,47 až 0,52, v okolí Kněžíček jen o 0,04), ale průměrné hodnoty se zvýšily více v oborách (o 0,54 a o 0,74) oproti plochám v okolí (o 0,46 a pokles o 0,08). Souhrn změn prostředí v okolí obory Kněžíčky ukazuje Obr. 25, v okolí obory Jabkenice Obr. 26.



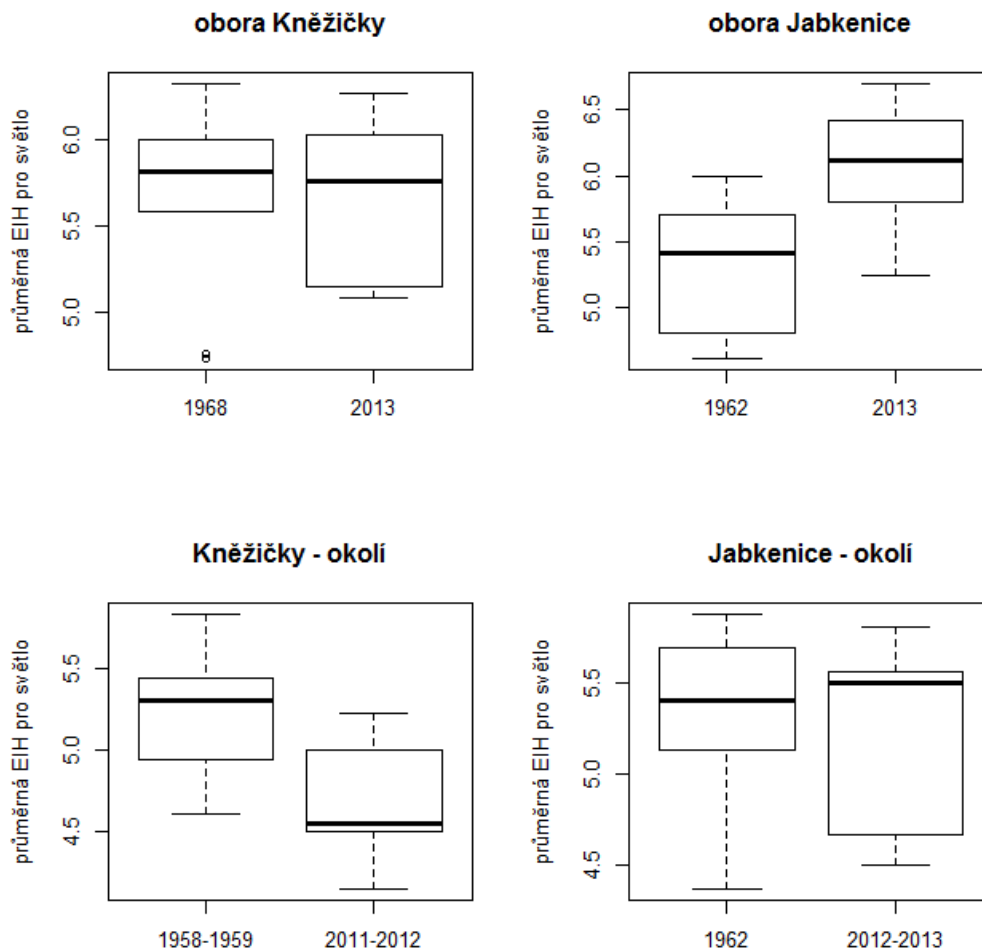
Obr. 25: **Změna prostředí v okolí obory Kněžíčky.** CCA analýza, kovariáty plochy, 1. osa ~ 20,7 %, 2. osa ~ 18,0%, $p = 0,004$. Zobrazeny jsou pasivně promítnuté proměnné, které se signifikantně změnily. Pokryvnost bylinného patra E1 ($p < 0,01$), keřového patra E2 ($p < 0,05$) a stromového patra E3 ($p < 0,05$), EIH pro světlo ($p < 0,01$), testovány Wilcoxonovým testem.



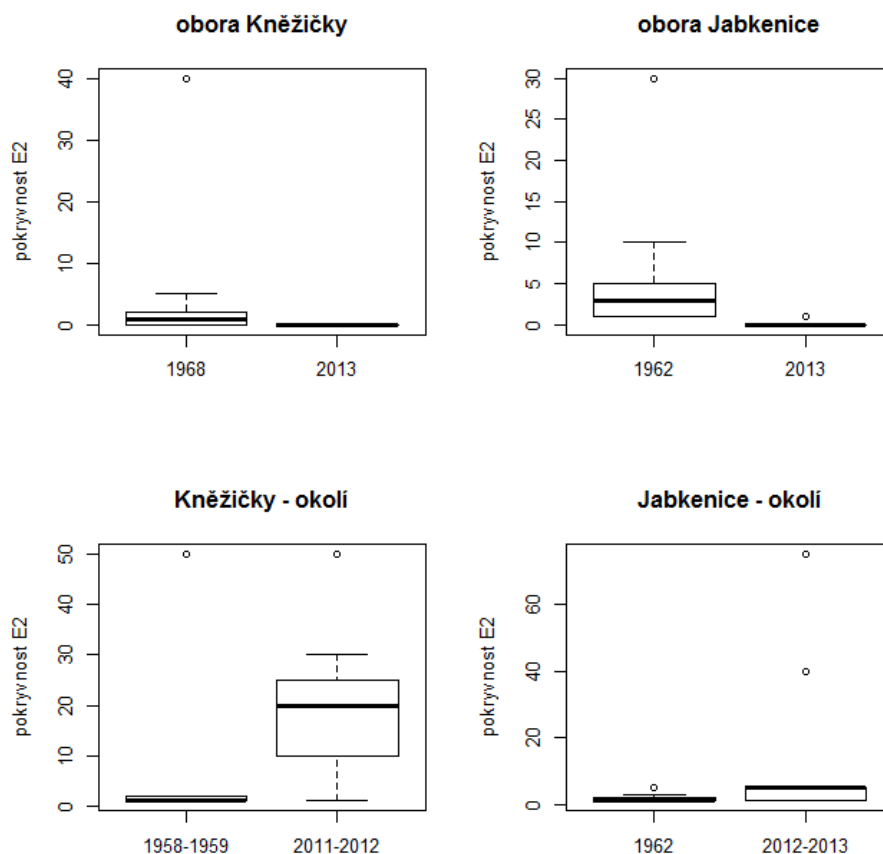
Obr. 26: **Změna prostředí v okolí obory Jabkenice.** CCA analýza, kovariáty plochy, 1. osa ~ 23,9 %, 2. osa ~ 15,2%, $p = 0,004$. Zobrazeny jsou pasivně promítnuté proměnné, které se signifikantně změnily v oboře (viz Obr. 3) nebo v jejím okolí. V okolí se změnila pokryvnost bylinného patra E1 ($p < 0,05$), EIH pro pH ($p < 0,05$) a pro živiny ($p < 0,05$), testováno Wilcoxonovým testem.



Obr. 27: Změna průměrných **Ellenbergových indikačních hodnot pro živiny** v oborách a jejich okolí. Signifikantní jsou rozdíly v oboře Kněžíčky ($p < 0,01$), v oboře Jabkenice ($p < 0,01$) a v okolí Jabkenic ($p < 0,05$), testováno Wilcoxonovým testem. V krabicových diagramech je zobrazen medián hodnot, horní a dolní kvartil, úsečky značí rozpětí mimo extrém a body jsou odlehlé hodnoty dále než $3/2$ mezikvartilového rozpětí.



Obr. 28: Změna průměrných **Ellenbergových indikačních hodnot pro světlo** v oborách a jejich okolí. Signifikantní jsou rozdíly v oboře Jabkenice ($p < 0,05$) a v okolí Kněžiček ($p < 0,01$), testováno Wilcoxonovým testem. V krabicových diagramech je zobrazen medián hodnot, horní a dolní kvartil, úsečky značí rozpětí mimo extrém a body jsou odlehlé hodnoty dále než $3/2$ mezikvartilového rozpětí.



Obr. 29: Změna **pokryvností keřového patra** v oborách a jejich okolí. Signifikantní jsou rozdíly v oboře Kněžičky ($p < 0,05$), v oboře Jabkenice ($p < 0,01$) a v okolí Kněžiček ($p < 0,05$), testováno Wilcoxonovým testem. V krabicových diagramech je zobrazen medián hodnot, horní a dolní kvartil, úsečky značí rozpětí mimo extrém a body jsou odlehlé hodnoty dále než $3/2$ mezikvartilového rozptylu.

4 Diskuse

Studie změn bylinného patra listnatých lesů východního Polabí přinesla výsledky, které jsou v mnohém v souladu s ostatními podobnými pracemi v nížinných lesích střední a západní Evropy. Bylinné patro se za posledních padesát let prokazatelně změnilo. Díky Ellenbergovým indikačním hodnotám a dalším vlastnostem druhů lze usuzovat, jaké jsou hybné síly těchto změn. V rámci diskuse jsou nejprve diskutována možná metodická omezení, která by mohla vést k mylným výsledkům, a následně interpretovány a diskutovány výsledky odpovídající na otázky položené v úvodu práce

4.1 Omezení použitých dat a metod

4.1.1 Referenční data, jejich výhody a omezení

Lesnické typologické plochy byly charakterizovány v kapitole 2.2. Jejich použití k popisu změn vegetace má mnohé výhody, ale přináší i omezení, která je nutno mít na paměti při plánování výzkumu a hlavně při interpretaci výsledků.

Typologické mapování, v jehož rámci vznikly fytocenologické snímky, které jsem opakovala, probíhá již od 50. let 20. století a zahrnuje téměř všechny oblasti České republiky s výskytem lesa. Těchto dat je tedy k dispozici značné množství (odhadem jde o okolo o padesát tisíc ploch) a v mnoha oblastech již byly provedeny podobné výzkumy jako je tento, které je tedy možné vzájemně srovnávat. To je usnadněno i tím, že původní snímky vznikaly podle jednotné a dobře popsané metodiky (Plíva 1991; Anon 1961). Tato metodika je stále používána lesnickými typology, čehož jsem využila a zpočátku práce svůj postup a terénní práci konzultovala s typologem M. Mikeskou z hradecké pobočky ÚHÚL. Další velkou výhodou použitých dat je jejich relativně přesná lokalizace do porostních map, zvláště v porovnání s jinými studiemi (např. Hédl 2004), podrobněji viz kapitola 4.1.2.

Omezením použitého souboru referenčních snímků je především nenáhodný výběr ploch. Typologické plochy jsou vybírány tak, aby počet a rozmístění ploch odpovídalo pestrosti podmínek prostředí, a jsou zakládány v reprezentativních a vyspělých porostech (Plíva 1991). Navíc jsou pochopitelně umístěny tak, aby k nim byl pohodlný přístup nejlépe autem (blízko hlavní lesní cesty atp.). Podobná situace je také u typologických půdních sond, ze kterých byly odebrány vzorky pro laboratorní analýzy. Kromě jejich zcela nenáhodného a nerovnoměrného umístění, je jich poměrně malé množství, a proto jsem nakonec půdní analýzy neopakovala. Výhodou nenáhodného výběru ploch v minulosti je samozřejmě rovnoměrnější zastoupení jednotlivých vegetačních typů, včetně těch vzácných.

S velikostí oblasti a hlavně s dlouhou dobou, po kterou probíhá typologický průzkum souvisí to, že referenční snímky zpracovávalo více vzájemně nespolečných autorů. Toto je omezení

v porovnání se studiemi, kde jsou všechna původní data sebrána jedním autorem v relativně krátké době, protože referenční data nejsou zcela jednotná v určování druhů, pater, pokryvností atp. Tomu jsem se snažila předejít výběrem snímků jen od několika málo typologů. Další související omezení je poměrně široké odborné zaměření typologů, kteří kromě fytoocenologických snímků zkoumali i půdní poměry, lesnické údaje atp. Jsou mezi nimi i kvalifikovaní botanici (např. Jan Gregor vystudoval katedru botaniky na PřF UK), ale kvalita záznamů některých autorů nemusí být dostatečná. Proto jsem pro účely analýz musela problematicky odlišitelné druhy pro analýzy sloučit a zároveň jsem se snažila vybrat snímky především od důvěryhodných autorů. Tento problém by mohla vyřešit osobní konzultace s autory záznamů jako v podobných studiích (Chytrý & Danihelka 1993), ale ta bohužel nebyla možná.

I za předpokladu, že všechna referenční data budou od jednoho autora, vliv snímkovatele je stále významným zdrojem chyb. Fakt, že původní a nové snímky zapisují různí autoři, způsobuje mírné rozdíly i při snímkování naprosto stejné plochy (Lepš & Hadincová 1992; Vittoz & Guisan 2007). Větším problémem, zejména při srovnávání diverzity, ale může být různá pečlivost snímkování vegetace, která je významnější než osoba snímkovatele (Archaux et al. 2006). Alespoň pro některé typology byl patrně prioritní popis stromů na ploše, lze tudíž čekat, že snímkování bylinné vegetace nevěnovali tolik úsilí jako botanik. Tím mohou vzniknout drobné nepřesnosti, které ale při podobných výzkumech nelze než pominout nebo jen uvažovat při interpretaci. Podobné problémy při opakovaném snímkování zmiňují i jiné práce (např. Thimonier et al. 1992).

4.1.2 Lokalizace ploch

Plochy použité v této studii mají charakter „semi-permanent plots“ (Persson 1980), podobně jako ve většině podobných dlouhodobých studií. Nejedná se tedy o trvalé, pevně fixované plochy, které využívají spíše výzkumy krátkodobější změny vegetace (Woods 2000; Hülber et al. 2008), nebo výzkumy opakující jen malé množství pečlivě přesně dohledaných starých ploch (např. Šamonil & Vrška 2008).

U většiny nespecifických ploch v rozsáhlých monotónních porostech v relativně ploché krajině není možné přesnost lokalizace ověřit a zhodnotit, proto jsem se snažila pokud to bylo možné dohledávat plochy stejným způsobem jako byly zaznamenány – podle mapy, nikoliv podle souřadnic GPS. Tak bylo totiž možné využít přirozených orientačních bodů (hranice polesí, meliorační strouhy, křižovatky atp.). I při dohledávání podle souřadnic ale správnost lokalizace občas potvrzovala například nalezená půdní sonda nebo jiná specifika. Ačkoliv při digitalizaci původních map do současného systému mohlo dojít k chybám, pomocí dohledávání zbytků kopaných půdních sond jsem ověřila, že minimálně na čtvrtině všech ploch (na 43 % ploch v letech 2012 a 2013, kdy jsem je dohledávala a nález sondy zapisovala) jsem plochu lokalizovala přesně. Sonda se ale nezachovává zejména v případech starých ploch z 50. let, u ploch v oborách, u

ploch v členitějším terénu nebo na nevhodném podloží, pro ověření lokalizace u všech případů tedy dohledávání sondy použít nelze. I v ostatních případech už pouhá lokalizace do jasné vymezených porostů je výrazně lepší, než jen například jméno nejbližší obce používané v jiných starých souborech. Za poznámku stojí, že pokud jsem plochy dohledávala pomocí souřadnic GPS, nikoliv podle porostní mapy, byla úspěšnost dohledání sondy nižší. Tato zkušenost však pravděpodobně nepřenositelná do jiných oblastí, protože půdní i geomorfologické podmínky ve studované oblasti jsou mimořádně vhodné pro zachování a dohledání sond. Obvykle sondy po typologických plochách při jejich opakování v rámci botanických studií nalezeny nejsou (Radim Hédla, osobní sdělení). Metoda dohledávání ploch byla tedy v zásadě správná a k systematické chybě např. chybnou transformací souřadnic evidentně nedošlo.

Pro lokalizaci ploch v podobných studiích (např. Baeten et al. 2009) se často využívá kombinace sklonu a orientace svahu doplněná např. o lesní oddělení nebo složení stromového patra a následný náhodný výběr (určení souřadnic nových snímků předem). Tato metoda však vzhledem k geomorfologii studované oblasti nešla využít. Sklon a orientace se sice mezi původními a novými plochami signifikantně nezměnily (ačkoliv medián se mírně zvýšil u nových ploch), ale vzhledem k velmi malému rozpětí hodnot nejsou tyto charakteristiky jednotlivých ploch příliš vypovídající. Navíc podle zkušeností pracovníků ÚHÚL i z ostatních prací, které opakovaly jejich snímky (např. Prach 2012) vyplývá, že chybovost v určení sklonu a orientace svahu je v typologické databázi poměrně velká. Přesto jsem tuto informaci využívala při dohledávání plochy podle mapy (vrstevnice jsou její součástí a jsou důležité k orientaci). Informaci o sklonu nebo orientaci svahu poznamenanou v databázi jsem využila pouze v případě, že jsem mapu neměla k dispozici a v místě plochy byla výrazná terénní nerovnost (zářez potoka nebo cesty, hřbítek).

Občas užívaný postup opakování nepřesně lokalizovaných starých ploch spočívající v zaznamenání více nových záznamů nebyl použit (využil např. Hédla 2004; Rogers et al. 2008). Důvodem bylo, že lokalizace jsou relativně přesné (digitalizované zákresy do map, nejen výčet porostů nebo označení širší oblasti) a porosty v oblasti celkem homogenní, s hrubším zrnem (podobně jako např. von Oheimb & Brunet 2007). Navíc původních snímků jsem měla poměrně velké množství, mohla jsem tedy vypustit plochy s velmi nejistou lokalizací. Zakládání více snímků na ploše by také bylo značné navýšení práce vzhledem k možnému přínosu této metody.

4.1.3 Další zdroje zkreslení výsledků

Soubor původních snímků, který jsem měla k dispozici, obsahoval záznamy z celého roku. Přestože jsme vybírala a opakovala snímky pouze z vegetační sezóny, je možné že se do zkoumané dlouhodobé časové změny mohly promítnout i krátkodobé výkyvy ve složení vegetace. Snažila jsem se sice opakovat snímky v podobnou roční dobu jako původní záznam, ale přesto je

možné a pravděpodobné, že fenologicky byla vegetace vyvinuta jinak než při původním snímkování. Do zkoumané časové změny se tak mohly promítnout krátkodobé výkyvy ve složení vegetace – sezonalita a meziroční fluktuace. Nicméně toto je problém naprosté většiny podobných studií, který je zanedbáván, protože jeho výsledkem je převážně šum v datech (snímkovala jsem 3 různé sezóny a posun nebyl systematicky v sezóně dříve ani později vzhledem k datu snímkování původního snímku).

V některých původních snímcích byly zaznamenány i druhy, které v dobu zaznamenání snímku nejsou obvyklé (např. *Anemone nemorosa* v zápise ze září). Zároveň v databázi chybí neidentifikované druhy, případně druhy s poznámkou, že byly identifikovány s nejistotou. Tento problém se vyskytuje i v jiných podobných studiích (citace), ale bohužel jediným způsobem jak bylo možné ho v této práci částečně odstranit, bylo sloučení špatně odlišitelných druhů pro analýzy. Také jsem do analýz nezahrnovala neurčené druhy, ani druhy určené s malou jistotou.

4.2 Změny vegetace a jejich příčiny

Na studovaném území došlo od 50. a 60. let především k eutrofizaci a mezofytizaci vegetace. V současné době je podrost lesa na studovaných plochách stinnější a úživnější než byl dříve. To je v souladu s mnoha studiemi v nížinných lesích střední Evropy (Hédl et al. 2010; Veverková 2013; Thimonier et al. 1994; Hülber et al. 2008) i dalších oblastí mírného pásu (Reinds et al. 2009; Rogers et al. 2008), ačkoliv obvyklý je pokles dostupného světla v podrostu způsoben nárůstem pokryvnosti stromového a nikoliv keřového patra (např. Rogers et al. 2008; ale viz Amar et al. 2010). Dále došlo k mírné homogenizaci vegetace, což je také poměrně častý výsledek podobných studií (např. Rogers et al. 2008; Keith et al. 2009). (např. Keith et al. 2009; Rogers et al. 2008) Překvapivě se nezměnil počet druhů ani celkový, ale ani na jednotlivých plochách. Spíše než k poklesu druhové bohatosti došlo k obměně vegetačního složení, kdy jsou zvýhodněny druhy tolerantní změněné podmínky prostředí nebo druhy přizpůsobené těmto podmínkám.

4.2.1 Posun vegetačních typů

Zařazení mnou analyzovaných snímků do svazů s mírnými odchylkami odpovídá vyskytujícím se svazům podle přehledu vegetace České republiky (Chytrý 2013). Při porovnání zařazení původních a nových snímků do svazů se ukázalo, že v souboru nových snímků se vyskytuje oproti původním snímkům větší množství málo častých svazů, často nelesní vegetace (např. *Impatiens noli-tangere-Stachyon sylvaticae*). Tento rozdíl může souviset s dnešní větší disturbancí stanovišť, ale i s metodickými omezeními. Původní snímky byly vybírány jako reprezentativní a ve vyspělých porostech, při výběru nových snímků byla tato pravidla mnohem mírnější. Vynechávala jsem jen porosty mladší 30 let, jehličnaté a s výraznou disturbancí (cesta nebo krmelec), ale občas jsem snímkovala i lesní světliny, blízko okraje, téměř neznatelnou cestu atp.. Je proto pravděpodobné, že pokud bych při výběru ploch hledala také pouze reprezentativní

porosty, tyto nelesní asociace bych nezaznamenala. Nebo naopak, pokud by původní plochy byly vybírány náhodně, pravděpodobně by některé také bylo možné klasifikovat jako jednu z těchto asociací. Metodické problémy samozřejmě má i samotná použitá metoda klasifikace (Kočí et al. 2003), která srovnatelně s ostatními formalizovanými klasifikačními metodami hůře přiřazuje snímky „průměrných“ asociací, bez značného množství dobrých diagnostických druhů, jak na příkladu bučin ukazuje (Boublík et al. 2007). Pro orientační zařazení pro účely této práce je však vyhovující.

Celkově lze z posunu vegetačních typů na studovaných plochách usuzovat především na eutrofizaci prostředí. Tomu nasvědčuje úbytek počtu snímků náležejících do acidofilních svazů (*Quercion roboris*), ale i přibývání svazů vegetace narušovaných stanovišť (*Fragarion vescae*). S disturbancí a narušením vegetačního a půdního pokryvu, případně prosvětlením stanoviště, se totiž zrychluje rozklad organického materiálu a uvolňování živin, dochází tak eutrofizaci plochy (Seidling & Fischer 2008). S eutrofizací může souviset i přibývání počtu snímků ve svazu *Alnion incanae*, ačkoliv to může být i pouze důsledek zvlhčení lokalit bez zvýšení půdních živin. Na druhou stranu porovnání vývoje na jednotlivých plochách ukazuje, že posuny všemi směry mezi nejčastějšími svazy v oblasti jsou možné. Z výsledků klasifikace vegetace tedy nelze ukázat silný jednosměrný trend v posunu vegetace, ačkoliv zvyšování úživnosti stanovišť podporují i další analýzy a je tedy pravděpodobné, že k ní opravdu dochází.

4.2.2 Změna druhového složení

Snížení vnitřní variability u souboru nových snímků oproti souboru původních v rámci vegetačních skupin je možná částečně způsobeno způsobem rozdělení ploch do těchto skupin. Plochy jsem rozdělovala podle příslušnosti jejich nového snímku ke svazu, což vzhledem k tomu, že některé plochy se v čase mezi svazy přesunuly, mohlo způsobit pozorované snížení vnitřní variability. Na druhou stranu zmenšení vnitřní variability je vidět i na celkovém souboru a potvrzují ho i další analýzy. Dubohabřiny mají menší vnitřní variabilitu v porovnání s acidofilními doubravami. To sice spíše neodpovídá posunu vegetačních typů, protože dubohabřiny nově vznikly na méně plochách než acidofilní doubravy, ale předpokládám, že hlavní důvod je spíše užší definice svazu *Carpinion betuli*, respektive větší podobnost asociací, které se v oblasti vyskytují. Důvodem může být i častější výskyt svazu *Quercion roboris* v souboru.

Mezofytizace (zvlhčení a eutrofizace prostředí) je patrná na celkovém souboru i v rámci hlavních svazů vegetace. Podporuje ji i porovnání druhů vázaných na původní snímky a vázaných na snímky nové. Přibývají hlavně lesní mezofilní druhy a druhy náročné na živiny a vlhkost. Podle terénní zkušenosti se druhy náročné na živiny na plochách často vyskytují v případě drobných disturbancí způsobených zvěří a lesní technikou, na kterých se také častěji vyskytují různé louže

atp. Přesto výrazně nepřibývají druhy vyžadující prosvětlení zápoje. Naopak mezi ubývajícími jsou převážně druhy světlejších a snad mírně teplejších stanovišť a druhy živinami chudého, kyselého prostředí. I změny ve frekvenci výskytu u ohrožených druhů ukazují na úbytek světlých a teplých lesních stanovišť ve prospěch vlhčích a úživnějších.

Počet druhů, které signifikantně v čase ubývají, je mírně vyšší než druhů přibývajících, podobně jako v jiných oblastech (Keith et al. 2009). Některé ubývající druhy (např. *Hypericum perforatum*, *Calluna vulgaris*) mohou být však v území stále relativně hojné, ale vyskytovat se v malých hustotách. Staré snímky patrně byly částečně zakládány tak, aby zahrnuly druhy považované za typické. Při lokalizaci nového snímku ale nebylo zastoupení očekávaných druhů zohledněno, proto mohou tyto druhy v novém snímkování náhodou častěji chybět. Teoreticky je možné si představit i přibývající druhy, pro které platí podobná úvaha.

Ačkoliv několik vzácných druhů se v souboru nově objevilo, celkově výskyt ohrožených druhů v oblasti klesá. Mizení vzácných a chráněných lesních druhů zjišťují i mnohé jiné studie (Hédal et al. 2010) a je očekávatelný, protože tyto druhy jsou definovány z velké části právě tím, že ubývají (Grulich 2012). Poklesl nejen celkový počet druhů kategorií C2 a C3 v oblasti, ale hlavně poklesla jejich četnost (množství snímků, na kterých se vyskytují). Tento pokles může být kromě skutečného poklesu způsobeného zhoršením podmínek v oblasti způsoben řadou dalších vlivů. U ohrožených druhů je typické, že se vyskytují poměrně řídce a je tedy celkem malá šance, že je při poměrně řídkém snímkování velké oblasti zachytím. V minulosti navíc výběr ploch byl nenáhodný. I když lesníci vybírali výzkumné plochy zejména s cílem popisu stromů na dané ploše, a tak lze očekávat menší subjektivní výběr ploch podle přítomnosti zajímavých vzácných druhů rostlin, mohlo to jistě také hrát roli. Velká část ohrožených druhů má složitý životní cyklus a nemusí být na lokalitě nalezeny, pokud je navštívena pouze jednou (jako v případě opakovaných snímků, zatímco se lze oprávněně domnívat, že typolog les znal a navštěvoval opakovaně před samotným výběrem ploch a jejich snímkováním). V neposlední řadě je pro jejich zachycení důležitá jejich správná determinace, což je v případě studií podobných této problém, protože nelze zpětně ověřit určení druhů v minulosti a naopak lze předpokládat, že pokud práce není zaměřena na chráněné nebo ohrožené druhy, bude jejich determinace minimálně neúplná. Na možný problém s determinací ukazuje výrazný pokles druhů *Melica picta*, která je velmi podobná běžnější *Melica nutans*. Naopak u druhu *Platanthera bifolia* se pravděpodobně jedná o skutečný výrazný pokles výskytu, který byl zachycen i v podobné studii v Českém Krase (Veverková 2013).

4.2.3 Změna diverzity – druhová bohatost a homogenizace

I přes vymizení některých druhů a objevení se nových je počet druhů v souboru nových snímků stejný, jako v souboru snímků původních. V podobných studiích obvykle dochází k poklesu

druhové diverzity (Taverna et al. 2005; Hédľ et al. 2010; von Oheimb & Brunet 2007), ale někde je patrný i nárůst (Thimonier et al. 1992). Vzhledem k převládajícímu typu vegetace jsem však očekávala spíše pokles druhové bohatosti, protože v doubravách a smíšených doubravách s bukem je typická reakce vegetace na rostoucí zástin pokles druhové diverzity (Härdtle et al. 2003). Průměrný počet druhů na snímek se také nezměnil, pravděpodobně se ale mírně zvýšila jejich vyrovnanost. Došlo také k homogenizaci vegetace.

Počet druhů na snímek (alfa-diverzita) se mezi původními a novými snímky nezměnil. Sice se mírně zvýšil medián, ale oba extrémy se přiblížily. V podobných studiích bývá často konstatován mírný vzestup počtu druhů ve snímku (Thimonier et al. 1994; Šamonil & Vrška 2008; Wild et al. 2004; Van Calster et al. 2007; Veverková 2013), většinou ale naopak mírný až nápadný pokles (Hédľ 2004; Lameire et al. 2000; Kopecký et al. 2013; Rogers et al. 2008; Naaf & Wulf 2010; Wiegmann & Waller 2006). Existují ale i studie, které ukazují, že se alfa-diverzita v čase nemění (Taverna et al. 2005; Keith et al. 2009).

Z hlediska vegetace jsou obecně dubohabřiny druhově bohatší než acidofilní doubravy, ale výrazně druhově obohacené i ochuzené plochy jsou vegetačně různorodé. Častěji se mezi obohacenými plochami objevují ty, jejichž nový snímek lze zařadit do svazu *Fragarion vescae*. Je možné, že po drobných disturbancích na lokalitě sice přežijí původní lesní druhy, ale navíc se objeví druhy spíše ruderalní, kvůli kterým je pak snímek považován za některou z asociací pasek a narušovaných lesních stanovišť.

Na rozdíl od druhové bohatosti Shannon-Wienerův index vzrůstá, což ukazuje na vzrůstající vyrovnanost (ekvitabilitu) vegetace. Protože index počítá s abundancemi druhů, vzrůstající hodnoty mají za příčinu snižující se rozptýl v abundancích, v našem případě odhadu pokryvnosti druhů. Může jít o skutečnost, ale může být také artefaktem způsobeným odlišným odhadem snímkovatelů. Zvláště u studií, které opakují snímky pořízené lesníky je problém v odlišném pojetí pokryvnosti a zápoje jednotlivých druhů i pater. Je poměrně pravděpodobné, že se přes moji snahu tento vliv omezit stalo i v této práci, že u původních snímků byl odhadován spíše zápoj a méně pokryvné druhy byly hodnoceny nízko, zatímco u nových snímků byla hodnocena pokryvnost a zvláště velmi pokryvné druhy byly relativně podhodnoceny. V případě, že by v původních snímcích byly systematicky vyšší pokryvnosti relativně nadhodnocovány a v nových snímcích podhodnocovány, projeví se to právě snížením Shannon-Wienerova indexu.

Stejně jako v mnoha podobných studiích (např. Keith et al. 2009) došlo na zkoumaném území k homogenizaci vegetace. Snížení heterogenity bylo průkazné, přestože původní plochy byly vybírány jako reprezentativní a v rámci nových snímků by tak měla být díky chybě lokalizace zachycena různorodější vegetace, včetně „přechodných“ vegetačních typů. Snížení vnitřní variability nového souboru snímků proti původnímu je možné pozorovat i na grafu nepřímé

ordinace. Na výstupech z ordinačních analýz se ukazuje také, že vnitřní variabilita je celkově nižší u dubohabřin než u acidofilních doubrav. To může být způsobeno například nižší druhovou bohatostí acidofilních doubrav oproti dubohabřinám, zvláště za předpokladu, že species pool obou typů vegetace je podobný. Homogenizace může být způsobena také eutrofizací prostředí vlivem atmosférických depozic dusíku (Keith et al. 2009).

4.2.4 Změny prostředí

Z ordinačních analýz bylinného patra vyplynuly dva hlavní směry změny vegetace – mezofytizace a snížení vnitřní variability (homogenizaci) vegetace. Oba tyto trendy jsou v souladu s podobnými studiemi nížinných lesů v České republice (např. Hédler et al. 2010; Kopecký et al. 2013; Veverková 2013; Chytrý & Danihelka 1993).

Také podle Ellenbergových indikačních hodnot (EIH) se vegetace posunula k úživnějším, stínomilnějším a vlhkomilnějším společenstvům. V jiných oblastech na našem území eutrofizaci odhalili (Hédler et al. 2010), v západní Evropě mnohé další studie nížinných lesů (např. Bobbink et al. 2010; Van Calster et al. 2007; Thimonier et al. 1992; Thimonier et al. 1994; Keith et al. 2009). Naopak pokles EIH pro živiny zjistil v bučinách Rychlebských hor (Hédler 2004). Hodnocení změny prostředí nepřímo pomocí EIH je však problematické, protože používá informaci o prostředí získanou z výskytu druhů na lokalitě, která je definována právě pozorováním v jakém prostředí druhy rostou (Zelený & Schaffers 2012).

Nejvýrazněji se zvýšily EIH pro živiny, což potvrzuje i posun vegetačních typů a druhové změny (viz výše). Nárůst množství živin v lesích může být v zemědělské krajině způsoben hnojením polí, ačkoliv existují studie ukazující, že živiny se z pole do lesa dostávají jen na velmi krátkou vzdálenost (Thimonier et al. 1992). Dostupnost živin může být také ovlivněna částečným přechodem stromových pater od dubů k lípě a habru, jejichž opad je snáze rozložitelný (Hölscher et al. 2001; Hofmeister et al. 2004). Možným vysvětlením může být také obecné zvýšení spadu dusíkatých látek vlivem průmyslu a automobilové dopravy, na které se odkazuje většina podobných studií, kde k eutrofizaci došlo (např. Falkengren-Grerup 1995; Keith et al. 2009). V nížinných lesích bývá často zmiňována jako důležitý faktor změna hospodaření (Rackham 2008; Verheyen et al. 2012). S přechodem od pařezení k vysokému lesu a s upuštěním od hrabání steliva, lesní pastvy, kosení trávy a dalších nelesnických typů hospodaření totiž zůstává v lese mnohem více biomasy než dříve (Dzwonko & Gawroński 2002). Tyto dva faktory od sebe nelze zcela oddělit, protože jejich působení je souběžné a začalo ve stejnou dobu.

Kromě EIH pro živiny se zvýšila také EIH pro půdní reakci, což je v rozporu s často pozorovaným trendem acidifikace (Thimonier et al. 1994; Van Calster et al. 2007; Hédler 2004). Zvýšení však nebylo příliš velké, spíše poměrně výrazně ubyly plochy s nízkým pH (okolo 3). To může být způsobeno jednak hospodářskými zásahy (např. vápněním lesů), o kterých však nemám

žádné informace, že by v oblasti probíhaly, nebo se změnou hospodaření (upuštění od odstraňování hrabanky, to však vede k nárůstu půdního pH spíše v borech (Sayer 2006)). Spíše se domnívám, že takovéto zvýšení pH může souviset se zvýšením úživnosti stanovišť, respektive změnou stromového patra (např. přibývání *Ulmus sp.*, *Fraxinus excelsior*) a tedy chemismu opadu (Persson et al. 1987), ačkoliv podobné vysvětlení používají některé studie i pro acidifikaci (De Schrijver et al. 2006). Pravděpodobný důvod mírného navýšení pH půdy spolu s eutrofizací je také korelace jednotlivých EIH (Diekmann et al. 1999). V podobných studiích obvykle bývá podle EIH zjištěna průkazná buď acidifikace, nebo eutrofizace, případně obojí.

Naopak se snížily EIH pro světlo, ačkoliv rozpětí jejich hodnot se mírně zvětšilo. Vyšší zástin v podrostu je způsoben změnami zápoje nadrostu, kdy značně vzrostla pokryvnost keřového patra (podobně např. Amar et al. 2010). Je možné, že se jedná o reakci na prosvětlení stromového patra, ale zmlazení může být způsobeno i reakcí na zvýšenou eutrofizaci nebo změny ve stavu zvěře. Úbytek světlomilných druhů (a tedy snížení EIH pro světlo), ale může být i reakcí na změnu hospodaření, na přechod od pařezení k vysokému lesu. Dříve mohly v porostu světlomilné druhy přežívat snáze, protože doba obmýtí byla poměrně krátká. Dnes je doba obmýtí možná delší než přežití reprodukčních orgánů daných druhů.

Změny pokryvností jednotlivých pater (nárůst E2 a pokles E3), podporující změnu EIH pro světlo, mohou být výsledkem chyby snímkovatele. Zajímavým srovnáním podporujícím spíše domněnku o skutečné změně pokryvnosti jsou ale výsledky z obor diskutované dále. Nicméně kromě rozdílného odhadu pokryvností diskutovaného výše může mít zásadní vliv na pozorovanou změnu odlišení jednotlivých pater, protože Zlatníková stupnice vegetačních pater je poměrně komplikovaná a hranice mezi keřovým a stromovým patrem není pro botanika zcela zřetelná. Dalším možným zdrojem chyby v tomto případě je i nenáhodný výběr původních snímků. Je velmi pravděpodobné, že při subjektivním a relativně neomezeném výběru plochy bude snímkovatel vybírat spíše plochy s menší pokryvností keřového patra. Odlišit zda došlo k metodické chybě nebo zda se pokryvnost keřového patra opravdu zvýšila, nebylo bohužel v této práci možné. Bylo by možné to odlišit provedením horního odhadu chyby metody v případě platnosti nulové hypotézy (keřové patro nepřibývá, pouze se mění jeho poloha). To by bylo možné například porovnáním výsledku dvojího snímkování téže lokality nezávisle dvěma snímkovateli tak, že první by vybral reprezentativní plochy vegetace a druhý snímkoval na náhodně předem vybraných bodech. Důležitý předpoklad je samozřejmě to, aby alespoň první snímkovatel neznal cíl pokusu.

Mírné zvýšení vlhkosti v podrostu (navýšení EIH pro vlhkost) může souviset právě s úbytkem světlomilných druhů a změnou pokryvnosti keřového a stromového patra. Z jiných studií je vyplývá, že zapojení stromových korun a omezení přístupu světla a tepla omezuje

evapotranspiraci z podrostu a prostředí je vlhčí (Decocq et al. 2005; Hédal et al. 2010) a naopak při otevření korun se vlhkost snižuje (Hédal 2004). To by napovídalo, že změny pokryvnosti jednotlivých pater nemusí být zcela artefaktem metody, zvláště za předpokladu, že keřové patro je ve studované oblasti pro mikroklima podrostu důležitější než patro stromové (což naznačují i výsledky srovnání vývoje v oborách a v jejich okolí).

4.2.5 Vliv obor na změnu vegetace

Vliv obou studovaných obor je na charakter vegetace velmi výrazný, pravděpodobně pro podobu vegetace významnější než změna v čase. Navíc mění vegetaci poměrně rychle, protože se projevil i u ploch, které se staly oborou až mezi vznikem původních a nových snímků.

Bohužel jsem v této části práce měla k dispozici poměrně malý soubor ploch, který byl dán omezeným množstvím obor ve studované oblasti. Oboru Kopidlno nebylo bohužel možné využít, protože se v ní nachází jen velmi málo typologických ploch, jejichž snímky jsou navíc zapsány mimo vegetační sezónu. Domnívám se přesto, že pro základní představu o vlivu zvěře na vegetaci ve zkoumané oblasti je tento soubor postačující. Samostatně analyzovaný, jasně ohraničený podsoubor dat je také vhodný k orientačnímu odhadu vlivu chyby snímkovatele na celkové výsledky.

Množství zvěře v oboře Kněžíčky se od 50. let příliš nezměnilo, lze tedy očekávat, že změny probíhající v této oboře nejsou ovlivněny narůstajícími stavy zvěře. Naopak v oboře Jabkenice stavy zvěře skokově výrazně vzrostly, pozorované změny odlišné od změn v oboře Kněžíčky lze tedy připsat právě zvýšení vlivu zvěře. Při interpretaci výsledků je však třeba mít na mysli lesnický management, který bohužel není v této práci podchycen, lze ale předpokládat, že v oborách má poněkud odlišné cíle než mimo obory.

Obory jsem porovnávala s vybranými snímky z okolí. Pro tento účel jsem vybrala geograficky nejbližší plochy. Další alternativou by bylo vybrat plochy na základě podobnosti podmínek prostředí, to jsem ale vzhledem k relativní homogenitě studované oblasti a relativní nepřesnosti získaných proměnných (sklon a orientace svahu, nadmořská výška, půdní typ, podloží) zavrhl. Vybírat plochy podle vegetačních charakteristik (vegetační typ, pokryvnosti jednotlivých pater, EIH, počet druhů...) jsem nechtěla, protože i na plochách v rámci obor se vegetace poměrně proměnila a bylo nemožné rozhodnout se podle jakých charakteristik nejlépe srovnávací plochy vybrat.

V obou oborách shodně dominují traviny, některé snímky byly dokonce zařazeny do svazu *Cynosurion cristati*. Dále je pro obě obory shodný nárůst počtu semenáčků, eutrofizace a pokles pokryvnosti keřového a stromového patra. V Jabkenicích se vznikem obory narostla také EIH pro světlo. Pokles druhové bohatosti bylinného patra byl po vzniku obory v Jabkenicích pouze mírný

(a neprůkazný) a původně druhově chudé snímky se naopak obohatily. Toto zjištění je spíše v rozporu s literaturou (Chytrý & Danihelka 1993; Rogers et al. 2008; Hédľ et al. 2010; Wiegmann & Waller 2006; Rooney et al. 2004; Rooney 2009), kde je obvyklé výrazné ochuzení bylinného patra vlivem zvěře a úbytek zmlazení.

Nárůst eutrofizace je trend shodný s okolními plochami i s celkovým souborem (viz výše), ačkoliv v oborách je o trochu výraznější. Lze tedy předpokládat, že eutrofizace prostředí ve studované oblasti je plošná a nemá na ní množství zvěře velký vliv. Tento předpoklad je sice v rozporu s podobnými studiemi (např. Chytrý & Danihelka 1993), ale je podpořen recentním modelem atmosférické depozice sloučeniny dusíku (Kopáček et al. 2012), který také ukazuje, že eutrofizace je plošná a navíc stále probíhající, nikoliv skoková v 50. a 60. letech. S eutrofizací může souviset i nárůst počtu druhů v druhově chudých plochách, který je zřetelný v oboře Kněžičky. Do původně druhově chudých ploch se snáze mohly dostat druhy ruderalní.

Ze semenáčků nejvíce přibýval dub a případně další dřeviny zmlazující na světle. To by dobře odpovídalo snížení pokryvnosti keřového a bylinného, případně i stromového patra, stejně tak nárůstu EIH pro světlo v Jabkenicích. Na druhou stranu množství semenáčků narostlo i v okolních plochách, pravděpodobnější vysvětlení bude tedy možný semenný rok dubu předcházející novému snímkování. Tento vliv mohl převážít i očekávaný pokles nebo malý výskyt semenáčků v oborách podle literatury (Wiegmann & Waller 2006; Rogers et al. 2008; Hédľ et al. 2010; Corney et al. 2008). Rozpor s literaturou je možné také vysvětlit tím, že zvěř se okusuje spíše keřové patro (které má v oborách velmi nízkou a klesající pokryvnost) než semenáčky kryté relativně hustou bylinnou vegetací.

Přesto je EIH pro světlo v oborách v porovnání s okolními plochami znatelně vyšší, v porovnání s celým souborem je dokonce výrazně vyšší. Toto je podpořeno i zvýšením EIH pro světlo v Jabkenicích po obnovení obor. Vyšší světelnost podrostu souvisí s celkově nízkou pokryvností stromového i keřového patra. Nižší pokryvnost v oborách je pravděpodobně dána z části lesnickým hospodařením, které v oborách udržuje spíše nižší zápoj stromového patra a méně křovin, aby byl terén přehlednější, a z části vlivem zvěře, která zabraňuje zmlazování dřevin a vůbec růstu keřového patra okusem (Wiegmann & Waller 2006; Rogers et al. 2008; Hédľ et al. 2010; Corney et al. 2008). Pokles pokryvnosti keřového patra v oborách je v kontrastu s nárůstem pokryvnosti keřového patra v okolí obor i v celém souboru. Je tedy pravděpodobné, že se pokryvnost keřového patra opravdu změnila a nejedná se o chybu snímkovatele. Zároveň lze z tohoto výsledku usuzovat, že zvěř a její přibývání v krajině východního Polabí nemá na vegetaci obvykle předpokládaný vliv (např. Chytrý & Danihelka 1993). Je možné, že pro výrazné omezení pokryvnosti keřového patra ve volné krajině by se musely stavy zvěře zvýšit výrazně více, případně by muselo být spektrum velkých herbivorů širší.

Výrazný vliv obor na vegetaci je dobře ilustrovaný na změně obory Jabkenice po obnovení obory. Podle ubytých a přibytých druhů a vzhledem k tomu, že se změnila vegetační klasifikace ploch z dubohabřin a acidofilních doubrav na bučiny (ačkoliv na plochách dnes není buk ani v jiných patrech) a poháňkové pastviny lze usoudit, že vegetace na území obory Jabkenice se pod vzniklým tlakem pastvy přeměnila na velmi světlé porosty s roztroušenými stromy, na kterých druhy jako *Quercus sp.* a *Sorbus aucuparia* dobře zmlazují a na o něco stinnější plochy, kde se již ale mnohé původní druhy doubrav a dubohabřin nejsou schopné udržet.

4.2.6 Možné příčiny sledovaných změn

Je pravděpodobné, že eutrofizace prostředí byla způsobena lidskou činností (buď atmosférická depozice sloučenin dusíku nebo následky zemědělského hnojení, případně pokles intenzity lesního hospodaření a odnímání biomasy). Eutrofizace je patrně jednou z hlavních příčin změn vegetace pozorovaných ve studované oblasti, podobně jako předpokládají např. (např. Thimonier et al. 1994; Keith et al. 2009; shrnuje Gilliam 2006). K potvrzení této domněnky by bylo vhodné pozorování doplnit manipulativním pokusem, který je ale v takto velkém krajinném rozsahu nemožný. Případně by bylo vhodné zopakovat půdní analýzy na příslušných plochách, což ovšem provází problémy diskutované v kapitole 4.1.2, proto bylo od tohoto srovnání upuštěno. Podobný vliv přísunu živin na změny lesní vegetace je ale dle literatury očekávatelný (Gilliam 2006) a byl ukázán několika manipulativními studiemi (Becker et al. 1992). Přibývání živin indikované pomocí změn v bylinném patře je často spojováno s přechodem od tradičního hospodaření k hospodaření ve vysokém lese (např. Dzwonko & Gawroński 2002). Ve studované oblasti ale proběhla eutrofizace i na plochách v oborách, kde téměř jistě k pařezení nedocházelo. Je tedy možné, že příčina eutrofizace je různá v oborách a mimo ně, nebo že hlavní příčinou eutrofizace jsou víceméně plošné atmosférické depozice.

Zvyšující se výskyt a zastoupení ruderálních a plevelových druhů (tzv. ruderalizace) je pravděpodobně podporována narůstajícími přesuny materiálu (včetně sadby) a techniky v krajině při lesnických pracích. Vliv mají jistě i přibývající zdroje diaspor v narušovaných nebo opuštěných plochách, na okrajích cest a podobně. Tento trend se promítá i do posunu klasifikovaných společenstev.

Úbytek velmi acidofilních stanovišť, který pravděpodobně způsobil relativně neobvyklý prokazatelný trend zvýšení půdní reakce. Zvýšení EIH pro půdní reakci může jednoduše souviset s pozorovanou eutrofizací kvůli vzájemné korelaci EIH (Diekmann et al. 1999) Spíše ale došlo k úbytku velmi druhově a živinami chudých světlých míst, na kterých se obvykle vyskytují i druhy s nízkými hodnotami EIH pro půdní reakci. Úbytek těchto ploch je samozřejmě možné přičítat zvýšení pH v celé oblasti, způsobenému změnou stromového patra (Persson et al. 1987) danou lesnickým zásahem. S ohledem na studie z jiných lokalit a geologii ve studované oblasti bych

však tento posun přičítala spíše změně hospodaření v lesích a pravděpodobnému zásadnímu úbytku extrémně využívaných lokalit s velkým odběrem biomasy (hrabání steliva, intenzivní pařezení) (Dzwonko & Gawroński 2002; Sayer 2006).

S eutrofizací podobně jako v jiných studiích (např. Hédal et al. 2010; Thimonier et al. 1992) roste i zastoupení stínomilných a vlhkomilných druhů. To může být způsobeno čistě tím, že EIH jsou korelovány (Diekmann et al. 1999). Pravděpodobně lepší vysvětlení je ale změna hospodaření v lesích od pařezení k vysokému lesu a s ní nárůst zastínění podrostu a omezení výparu vody podobně, jako navrhuji (Decocq et al. 2005; Hédal et al. 2010). Toto vysvětlení podporuje i fakt, že v oborách, které s největší pravděpodobností pařezeny nebyly, k podobnému nárůstu zastínění a vlhkosti nedošlo, ačkoliv k eutrofizaci ano.

Vyšší zástin v podrostu pozorovaný mimo obory souvisí s nárůstem pokryvnosti keřového patra. Pokryvnost keřového patra mimo obory vzrostla, přestože stavy zvěře stále a výrazně stoupají. V oborách, kde jsou stavy zvěře sice relativně neměnné, ale v minulosti i dnes výrazně vyšší než v okolní krajině, je pokryvnost keřového patra nízká a dokonce ještě poklesla. Z tohoto srovnání lze tedy usuzovat, že zvěř na keřové patro buď vůbec nepůsobí, protože jsou její stavy stále příliš nízké, a nebo na něj působí jinak než se předpokládá v ostatních oblastech (např. Hédal et al. 2010). Kromě zvýšených stavů zvěře je zásadním rozdílem obor od okolí i jiné hospodaření, např. absence pařezení v minulosti. Je tedy možné, že nárůst pokryvnosti keřového patra v lesích mimo obory je reakce na opuštění pařezení. S tím může souviset i pokles pokryvnosti stromového patra mimo obory. Původní snímky byly pořizovány často relativně těsně po opuštění pařezinového hospodaření, mohlo tedy dojít k jinému rozdělení pater při odhadu jejich pokryvností, protože použitá stupnice je relativní podle nejvyšších dřevin v porostu, např. celková etáž byla níže, a proto do ní byly zahrnuty i ty stromy a hlavně keře, které jsou dnes již jasně keřovým patrem. Je samozřejmě možné, že nárůst pokryvnosti keřového patra je výsledkem složitější kombinace jednotlivých faktorů. Zmlazení může být způsobeno eutrofizací a v oborách by bez pravidelného vyřezávání bylo také. Případně může být způsobeno eutrofizací a v oborách k němu nedochází, protože stav zvěře je již nadkritický (na rozdíl od okolní krajiny, kde zvěř sice přibývá, ale stále jí je nedostatek k účinné likvidaci keřového patra).

Stejně jako v jiných nížinných lesích i ve východním Polabí došlo k opuštění pařezení a dalších tradičních nelesnických využití ve prospěch hospodaření ve vysokém lese. Menší míra přímého využití krajiny jednotlivými lidmi a naopak větší vliv velkoplošného centralizovaného hospodaření v lesích způsobuje úbytek extrémních typů vegetace v podobě intenzivně využívaných, pasených a hrabaných, kousků lesa, které jsou řídké, světlé a živinami obohacené. Dochází tak k celkové homogenizaci krajiny. Snížení druhové beta-diverzity a celková homogenizace tak souvisí s poklesem heterogenity stanovišť po změně lesního managementu,

podobně jako je uvažováno i v jiných oblastech (Van Calster et al. 2007; Hédal et al. 2010). Homogenizace vegetace, která byla pozorována může být způsobena plošnou eutrofizací prostředí (Gilliam 2006; Keith et al. 2009), ale i některým z výše uvedených faktorů (velkoplošným intenzivním hospodařením nebo ruderalizací). K homogenizaci může vést také pomalá regenerace lesů po dřívějším intenzivním a diversifikovaném hospodaření (Hédal et al. 2010). Část pozorované homogenizace může být také artefaktem použité metody (opakování semi-permanentních a subjektivně vybraných původních ploch).

5 Závěr

Hlavní zjištění předložené práce odpovídají na cíle takto:

- Vegetace opadavých lesů ve východním Polabí se v posledních 50 letech průkazně změnila.
- Vegetace bylinného patra se mezofytizovala. Posunula se směrem k eutrofnějším, vlhkomilnějším a stínomilnějším společenstvům, stejně jako v podobných oblastech střední a západní Evropy. Překvapivě se zvýšila půdní reakce a ubylo extrémně kyselých stanovišť. Na rozdíl od pokryvnosti stromového patra, se pokryvnost keřového patra zvýšila.
- V bylinném patře přibyly především druhy stínomilné, vlhkomilné a náročné na živiny na úkor druhů světlomilných rostoucích na sušších a živinově chudých stanovištích. Přibývají druhy ruderalní a také semenáčky dřevin. Ohrožené druhy ubyly.
- Celkový počet druhů lesního bylinného patra se v oblasti nezměnil, nezměnila se ani alfa-diverzita vyjádřená jako druhová bohatost na plochách. Došlo však k průkazné taxonomické homogenizaci vegetace, kterou provázela obměna druhového složení.
- Pravděpodobně nejdůležitějšími vlivy působícími na posun vegetace ve studované oblasti jsou atmosférické depozice dusíkatých látek a přechod od tradičního hospodaření v lesích k vysokému lesu obhospodařovanému moderním způsobem.
- Vliv zvěře ve volné krajině studovaného území pravděpodobně není tak zásadní jako v jiných oblastech. Obory však mají na vegetaci značný vliv, který je pravděpodobně kombinací vlivu vysokých stavů zvěře a specifického hospodaření.

6 Použitá literatura

- Amar, A. et al., 2010. Recent patterns of change in vegetation structure and tree composition of British broadleaved woodland: evidence from large-scale surveys. *Forestry*, 83(4), 345–356.
- Ammer, C., 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest ecology and management*, 88(1-2), 43–53.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E. & McArdle, B.H., 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology letters*, 9(6), 683–93.
- Anonym, 1961. Typologický průzkum. In *Technologické postupy prací hospodářské úpravy lesů*. Brandýs nad Labem: Ústav pro hospodářskou úpravu lesů, pp. 61–134.
- Anonym, 2010. Jabkenická obora svědčí zvěři a inspiruje umělce. *Informační zpravodaj LČR: Středočeský kraj*.
- Anonym, 2011. *State of Europe's Forests 2011: status and trends in sustainable forest management in Europe*, Forest Europe, UNECE and FAO.
- Anonym, 2013a. *Souhrnný lesní hospodářský plán*, Brandýs nad Labem.
- Anonym, 2013b. *Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2013*,
- Anonym, 2014. Plán péče o národní přírodní rezervaci Kněžičky na období 2006 - 2014., 1–41.
- Archaux, F., Bergès, L. & Chevalier, R., 2006. Are Plant Censuses Carried Out on Small Quadrats More Reliable than on Larger Ones? *Plant Ecology*, 188(2), 179–190.
- Ash, J.E. & Barkham, J.P., 1976. Changes and Variability in the Field Layer of a Coppiced Woodland in Norfolk, England. *The Journal of Ecology*, 64(2), 697.
- Augustine, D.J. & DeCalesta, D., 2003. Defining deer overabundance and threats to forest communities: from individual plants to land- scape structure. *Ecoscience*, (10), 472–86.
- Augustine, D.J. & Frelich, L.E., 1998. Effects of white-tailed deer on populations of an understory forb in fragmented deciduous forests. *Conservation Biology*, 12(5), 995–1004.
- Baeten, L. et al., 2009. Herb layer changes (1954-2000) related to the conversion of coppice-with-standards forest and soil acidification. *Applied Vegetation Science*, 12(2), 187–197.
- Bakker, J. et al., 1996. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 7(2), 147–156.
- Bartha, S. et al., 2008. Changes of vascular plant diversity along a chronosequence of beech coppice stands, central Apennines, Italy. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 142(3), 572–583.
- Becker, M., Bonneau, M. & Le Tacon, F., 1992. Long-term vegetation changes in an *Abies alba* forest: natural development compared with response to fertilization. *Journal of Vegetation Science*, 3(4), 467–474.

- Benes, J. et al., 2006. Intensive game keeping, coppicing and butterflies: The story of Milovický Wood, Czech Republic. *Forest Ecology and Management*, 237(1-3), 353–365.
- Benhaïem, S. et al., 2008. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Animal Behaviour*, 76(3), 611–618.
- Bertrand, R. et al., 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, 479(7374), 517–20.
- Bobbink, R. et al., 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications*, 20(1), 30–59.
- Bodmer, R.E., 1990. Ungulate frugivores and the browser-grazer continuum. *Oikos*, 57(3), 319–325.
- Boruvka, L., Mladkova, L. & Drabek, O., 2005. Factors controlling spatial distribution of soil acidification and Al forms in forest soils. *Journal of inorganic biochemistry*, 99, 1796–806.
- Boublik, K. et al., 2007. Calcicolous beech forests and related vegetation in the Czech Republic: a comparison of formalized classifications. *Preslia*, 79, pp.141–161.
- Ter Braak, C.J.F. & Šmilauer, P., 2012. Canoco reference manual and user's guide: software for ordination. Microcomputer Power, Ithaca.
- Brasier, C.M., 1991. *Ophiostoma novo-ulmi* sp. nov., causative agent of current Dutch elm disease pandemics. *Mycopathologia*, 115(3), 151–161.
- Brewer, R., 1980. A half-century of changes in the herb layer of a climax deciduous forest in Michigan. *The Journal of Ecology*, 68(3), 823–832.
- Bunn, W.A. et al., 2010. Change within and among forest communities: the influence of historic disturbance, environmental gradients, and community attributes. *Ecography*, 1–10.
- Corney, P.M. et al., 2008. Changes in the field-layer of Wytham Woods - assessment of the impacts of a range of environmental factors controlling change. *Journal of Vegetation Science*, 19, 287–298.
- Cote, S.D. et al., 2004. Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 113–147.
- Česká geologická služba, 2013. Geologická mapa 1 : 50 000. Available at: http://mapy.geology.cz/geocr_50/ [Accessed August 8, 2014].
- Česká geologická služba, 2012. Půdní mapa 1 : 50 000. Available at: <http://mapy.geology.cz/pudy> [Accessed August 8, 2014].
- Český hydrometrologický ústav, 2014. Historická data - meteorologie a klimatologie. Available at: http://portal.chmi.cz/portal/dt?portal_lang=cs&menu=JSPTabContainer/P4_Historicka_data&last=false [Accessed August 8, 2014].
- Decocq, G. et al., 2005. Silviculture-driven vegetation change in a European temperate deciduous forest. *Annals of Forest Science*, 62(4), 313–323.

- De Schrijver, A. et al., 2006. Acidification of forested podzols in North Belgium during the period 1950-2000. *The Science of the Total Environment*, 361(1-3), 189–95.
- Diekmann, M. et al., 1999. Effects of nitrogen deposition: results of a temporal - spatial analysis of deciduous forests in South Sweden. *Plant Biology*, 1, 471–481.
- Diekmann, M. & Dupré, C., 1997. Acidification and eutrophication of deciduous forests in northwestern Germany demonstrated by indicator species analysis. *Journal of Vegetation Science*, 8, 855–864.
- Dodd, M. et al., 1995. Community stability: a 60-year record of trends and outbreaks in the occurrence of species in the Park Grass Experiment. *Journal of Ecology*, 83(2), 277–285.
- Dzwonko, Z. & Gawroński, S., 2002. Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak-pine woodland. *Biological Conservation*, 106, 389–398.
- Ellenberg, H. et al., 1992. Zeigerwerte von Pflanzten in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, 18, 1–248.
- Falkengren-Grerup, U., 1995. Long-term changes in flora and vegetation in deciduous forests of southern Sweden. *Ecological Bulletins*, 44, 215–226.
- Ferm, M., 1998. Atmospheric ammonia and ammonium transport in Europe and critical loads: a review. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 51(1), 5–17.
- Flowerdew, J.R. & Ellwood, S.A., 2001. Impacts of woodland deer on small mammal ecology. *Forestry*, 74(3), 277–287.
- Fuller, R.J., 2001. Responses of woodland birds to increasing numbers of deer: a review of evidence and mechanisms. *Forestry*, 74(3), 289–298.
- Fuller, R.J. & Henderson, a. C.B., 1992. Distribution of breeding songbirds in Bradfield Woods, Suffolk, in relation to vegetation and coppice management. *Bird Study*, 39(2), 73–88.
- Gilliam, F.S., 2006. Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology*, 94(6), 1176–1191.
- Gilliam, F.S., 2007. The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems. *BioScience*, 57(10), 845-858.
- Gómez, J.M. & González-Megías, A., 2007. Long-term effects of ungulates on phytophagous insects. *Ecological Entomology*, 32, 229–234
- Grulich, V., 2012. Red List of vascular plants of the Czech Republic : 3rd edition. *Preslia*, 84, 631–645.
- Hadinec, J. & Lustyk, P., 2006. Additamenta ad floram Reipublicae Bohemicae. V. *Zprávy České botanické společnosti*, 41, 173–257.
- Haneca, K., Van Acker, J. & Beeckman, H., 2005. Growth trends reveal the forest structure during Roman and Medieval times in Western Europe : a comparison between archaeological and actual oak ring series (*Quercus robur* and *Quercus petraea*). *Annals of Forest Science*, 62(8), 797–805.

- Härdtle, W., von Oheimb, G. & Westphal, C., 2003. The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest Ecology and Management*, 182(1-3), 327–338.
- Hédl, R., 2005. Sledování změn vegetace. In D. Vačkář, ed. *Ukazatele změn biodiverzity*. Academia, pp. 171–194.
- Hédl, R. et al., 2011. Tradiční lesní hospodaření ve střední Evropě I. Formy a podoby. *Živa*, 59(2), 61–63.
- Hédl, R., 2004. Vegetation of beech forests in the Rychlebské Mountains, Czech Republic, re-inspected after 60 years with assessment of environmental changes. *Plant Ecology*, 243–265.
- Hédl, R., Kopecký, M. & Komárek, J., 2010. Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. *Diversity and Distributions*, 16(2), 267–276.
- Hédl, R. & Szabó, P., 2009. Děvínské lesy od středověku do současnosti. *Živa*, 57(3), 103–106.
- Hédl, R. & Szabó, P., 2010. Hluboké hvozdy, nebo pokřivené křoví? *Vesmír*, 89(4), 2–6.
- Hejný, S. & Slavík, B. eds., 1992. *Květena České republiky 3*, Praha: Academia.
- Hennekens, S.M. & Schaminée, J.H.J., 2001. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science*, 12, 589–591.
- Hierl, L. a et al., 2008. Assessing and prioritizing ecological communities for monitoring in a regional habitat conservation plan. *Environmental management*, 42(1), 165–79.
- Hobbs, N., 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *The Journal of Wildlife Management*, 60(4), 695–713.
- Hofmeister, J. et al., 2009. The influence of light and nutrient availability on herb layer species richness in oak-dominated forests in central Bohemia. *Plant Ecology*, 205(1), pp.57–75.
- Hofmeister, J., Mihaljevič, M. & Hošek, J., 2004. The spread of ash (*Fraxinus excelsior*) in some European oak forests: an effect of nitrogen deposition or successional change? *Forest Ecology and Management*, 203(1-3), 35–47.
- Hölscher, D., Schade, E. & Leuschner, C., 2001. Effects of coppicing in temperate deciduous forests on ecosystem nutrient pools and soil fertility. *Basic and Applied Ecology*, 2, 155–164.
- Horáček, J., 1987. *Kronika obce Dlouhopolska 1983-1987*, Dlouhopolsko.
- Horak, J. et al., 2014. Biodiversity of most dead wood-dependent organisms in thermophilic temperate oak woodlands thrives on diversity of open landscape structures. *Forest Ecology and Management*, 315, 80–85.
- Hruška, J. & Cienciala, E. eds., 2001. *Dlouhodobá acidifikace a nutriční degradace lesních půd-limitující faktor současného lesnictví*, Praha: Český geologický ústav.

- Hruška, J. & Kopáček, J., 2005. Kyselý déšť stále s námi-zdroje, mechanismy, účinky, minulost a budoucnost. *Planeta*, 12(5).
- Hülber, K. et al., 2008. Long-term impacts of nitrogen and sulphur deposition on forest floor vegetation in the Northern limestone Alps, Austria. *Applied Vegetation Science*, 11, 395–404.
- Hutchings, M.J., John, E.A. & Wijesinghe, D.K., 2003. Toward understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities. *Ecology*, 84(9), 2322–2334.
- Chytrý, M. & Rafajová, M., 2003. Czech National Phytosociological Database: basic statistics of the available vegetation-plot data. *Preslia*, 75(1), 1–15.
- Chytrý, M. et al., 2014. Assessing vegetation change using vegetation-plot databases: a risky business J. Dengler, ed. *Applied Vegetation Science*, 17(1), 32–41.
- Chytrý, M. et al., 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science*, 13(1), 79–90.
- Chytrý, M. ed., 2007. *Vegetace České republiky 1. Travinná a keříčková vegetace*, Praha: Academia.
- Chytrý, M. ed., 2009. *Vegetace České republiky 2. Ruderální, plevelová, skalní a suťová vegetace*, Praha: Academia.
- Chytrý, M. ed., 2011. *Vegetace České republiky 3. Vodní a mokřadní vegetace*, Praha: Academia.
- Chytrý, M. ed., 2013. *Vegetace České republiky 4. Lesní a křovinná vegetace*, Praha: Academia.
- Chytrý, M. & Danihelka, J., 1993. Long-term changes in the field layer of oak and oak-hornbeam forests under the impact of deer and mouflon. *Folia Geobotanica*, 28(3), 225–245.
- Chytrý, M. & Pyšek, P., 2008. Invaze neprivodních druhů v rostlinných společenstvech. *Zprávy České botanické společnosti*, (3), 17–40.
- Kadavý, J., 2011. *Nízký a střední les jako plnohodnotná alternativa hospodaření malých a středních vlastníků lesa: obecná východiska*, Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce.
- Keith, S.A. et al., 2009. Taxonomic homogenization of woodland plant communities over 70 years. *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences*, 276(1672), 3539–44.
- Kirby, K.J. & Woodell, S.R.J., 1998. The distribution and growth of bramble (*Rubus fruticosus*) in British semi-natural woodland and their implications for nature conservation. *Practical Ecology Conservation*, (2), 31–41.
- Kočí, M., Chytrý, M. & Tichý, L., 2003. Formalized reproduction of an expert-based phytosociological classification: A case study of subalpine tall-forb vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 14, 601–610.
- Konvička, M., Čížek, L. & Beneš, J., 2006. *Ohrožený hmyz nížinných lesů: ochrana a management 2. vydání*, Olomouc: Sagittaria.

- Kopáček, J. et al., 2012. An elevation-based regional model for interpolating sulphur and nitrogen deposition. *Atmospheric Environment*, 50, 287–296.
- Kopecký, M., Hédli, R. & Szabó, P., 2013. Non-random extinctions dominate plant community changes in abandoned coppices D. Hooftman, ed. *Journal of Applied Ecology*, 50(1), 79–87.
- Kubát, K. et al. eds., 2002. *Klíč ke květeně České republiky*, Praha: Academia.
- Kuijper, D. et al., 2010. Fluctuating ungulate density shapes tree recruitment in natural stands of the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Vegetation Science*, 21(6), 1082–1098.
- Kuijper, D.P.J. et al., 2009. Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *Forest Ecology and Management*, 258(7), 1528–1535.
- Lameire, S., Hermy, M. & Honnay, O., 2000. Two decades of change in the ground vegetation of a mixed deciduous forest in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science*, 11(5), 695–704.
- Legendre, P., 2014. lmodel2: Model II Regression. R package version 1.7-2. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=lmodel2> [Accessed August 8, 2014].
- Lenoir, J. et al., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320(5884), 1768–71.
- Lepš, J. & Hadincová, V., 1992. How reliable are our vegetation analyses? *Journal of Vegetation Science*, 3, 119–124.
- Maskell, L.C. et al., 2010. Nitrogen deposition causes widespread loss of species richness in British habitats. *Global Change Biology*, 16(2), 671–679.
- McKinney, M.L. & Lockwood, J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11), 450–453.
- Naaf, T. & Wulf, M., 2010. Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biological Conservation*, 143(4), 848–855.
- Neuhäuslová, Z., 1998. (ed.) *Mapa přirozené potenciální vegetace České republiky*, Praha: Academia.
- Novák, A. & Tlapák, J., 1974. Historie lesů v Chráněné krajinné oblasti Český Kras. *Bohemia Centralis*, 3, 9–40.
- Nožička, J., 1957. *Přehled vývoje našich lesů*, Praha: Státní zemědělské nakladatelství.
- Von Oheimb, G. & Brunet, J., 2007. Dalby Söderskog revisited: long-term vegetation changes in a south Swedish deciduous forest. *Acta Oecologica*, 31(2), 229–242.
- Oksanen, J. et al., 2013. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-10. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan> [Accessed August 8, 2014].
- Olden, J.D. & Rooney, T.P., 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15(2), 113–120.

- Persson, S., 1980. Succession in a South Swedish deciduous wood: A numerical approach. *Vegetatio*, 43(1-2), 103–122.
- Persson, S., Malmer, N. & Wallén, B., 1987. Leaf litter fall and soil acidity during half a century of secondary succession in a temperate deciduous forest. *Vegetatio*, 73(1), 31–45.
- Peterken, G.F., 1993. *Woodland conservation and management* second., London: Chapman & Hall.
- Plíva, K., 1991. *Funkčně integrované lesní hospodářství. 1 – Přírodní podmínky v lesním plánování.*, Brandýs nad Labem: Ústav pro hospodářskou úpravu lesů.
- Plíva, K. & Průša, E., 1969. *Typologické podklady pěstování lesů*, Praha: Státní zemědělské nakladatelství.
- Plíva, K. & Žlábel, I., 1986. *Přírodní lesní oblasti ČSR*, Praha: Státní zemědělské nakladatelství.
- Porebska, G., Ostrowska, A. & Borzyszkowski, J., 2008. Changes in the soil sorption complex of forest soils in Poland over the past 27 years. *The Science of the total environment*, 399, 105–12.
- Prach, J., 2012. *Změny lesní vegetace Šumavy a jejího podhůří během druhé poloviny 20. století.* Diplomová práce, Katedra botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze.
- Průša, E., 2001. *Pěstování lesů na typologických základech*, Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce.
- R Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <http://www.R-project.org/> [Accessed August 8, 2014].
- Rackham, O., 2008. Ancient woodlands: modern threats. *New Phytologist*, 180(3), 571–86.
- Rackham, O., 2006. *Woodlands*, London: HarperCollins.
- Reinds, G.J., Posch, M. & de Vries, W., 2009. Modelling the long-term soil response to atmospheric deposition at intensively monitored forest plots in Europe. *Environmental Pollution*, 157(4), 1258–1269.
- Rogers, D.A. et al., 2008. Shifts in southern Wisconsin forest canopy and understory richness, composition, and heterogeneity. *Ecology*, 89(9), 2482–92.
- Roleček, J., 2005. Vegetation types of dry-mesic oak forests in Slovakia. *Preslia*, 77, 241–261.
- Rooney, T.P. et al., 2007. Biotic homogenization and conservation prioritization. *Biological Conservation*, 134(3), 447–450.
- Rooney, T.P. et al., 2004. Biotic Impoverishment and Homogenization in Unfragmented Forest Understory Communities. *Conservation Biology*, 18(3), 787–798.
- Rooney, T.P., 2008. Comparison of co-occurrence structure of temperate forest herb-layer communities in 1949 and 2000. *Acta Oecologica*, 34(3), 354–360.

- Rooney, T.P., 2009. High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. *Plant Ecology*, 202, 103–111.
- Sádlo, J., Chytrý, M. & Pyšek, P., 2007. Regional species pools of vascular plants in habitats of the Czech Republic. *Preslia*, 79(79), 303–321.
- De Santis, R.D. et al., 2010. Long-term directional changes in upland *Quercus* forests throughout Oklahoma, USA. *Journal of Vegetation Science*, 21(3), 606–618.
- Sayer, E.J., 2006. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81(1), 1–31.
- Seidling, W. & Fischer, R., 2008. Deviances from expected Ellenberg indicator values for nitrogen are related to N throughfall deposition in forests. *Ecological Indicators*, 8(5), 639–646.
- Shelton, A.L. et al., 2014. Effects of abundant white-tailed deer on vegetation, animals, mycorrhizal fungi, and soils. *Forest Ecology and Management*, 320, 39–49.
- Skalický, V., 1988. Regionálně fytogeografické členění. In S. Hejný & B. Slavík, eds. *Květena České socialistické republiky*. Praha: Academia, pp. 103–121.
- Spitzer, L. et al., 2008. Does closure of traditionally managed open woodlands threaten epigeic invertebrates? Effects of coppicing and high deer densities. *Biological Conservation*, 141(3), 827–837.
- Stewart, A.J.A., 2001. The impact of deer on lowland woodland invertebrates: a review of the evidence and priorities for future research. *Forestry*, 74(3), 259–270.
- Swift, R.W., 1948. Deer Select Most Nutritious Forages. *The Journal of Wildlife Management*, 12(1), 109–110.
- Szabó, P., 2009. Open woodland in Europe in the Mesolithic and in the Middle Ages: Can there be a connection? *Forest Ecology and Management*, 257(12), 2327–2330.
- Szabó, P., 2010a. Driving forces of stability and change in woodland structure: A case-study from the Czech lowlands. *Forest Ecology and Management*, 259(3), 650–656.
- Szabó, P., 2010b. The end of common uses and traditional management in Central European woods. In I. Rotherham, M. Agnoletti, & C. Handley, eds. *End of Tradition? History of Commons and Commons Management*. Landscape Archaeology and Ecology.
- Šafařík, L., 1983. *Kronika obce Dlouhopolska 1959-1983*, Dlouhopolsko.
- Šamonil, P. & Vrška, T., 2008. Long-term vegetation dynamics in the Šumava Mts. natural spruce-fir-beech forests. *Plant Ecology*, 196(2), 197–214.
- Takada, M., Asada, M. & Miyashita, T., 2001. Regional differences in the morphology of a shrub *Damnacanthus indicus*: An induced resistance to deer herbivory? *Ecological Research*, 16(4), 809–813.

- Taverna, K., Peet, R.K. & Phillips, L.C., 2005. Long-term change in ground-layer vegetation of deciduous forests of the North Carolina Piedmont, USA. *Journal of Ecology*, 93, 202–213.
- Thimonier, A. et al., 1994. Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New Phytologist*, 126(3), 533–539.
- Thimonier, A., Dupouey, J.L. & Timbal, J., 1992. Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management*, 55(1-4), 149–167.
- Tichý, L., 2002. JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*, 13, 451–453.
- Tichý, L., 2005. New similarity indices for the assignment of relevés to the vegetation units of an existing phytosociological classification. *Plant Ecology*, 179(1), 67–72.
- ÚHÚL, 2014a. Honitby ČR. Available at: <http://eagri.cz/public/app/uhul/MyslMap/> [Accessed January 8, 2014].
- ÚHÚL, 2014b. Oblastní plány rozvoje lesů. Available at: <http://eagri.cz/public/app/uhul/OprlMap> [Accessed January 8, 2014].
- Uibopuu, A. et al., 2012. Temperate forest understorey species performance is altered by local arbuscular mycorrhizal fungal communities from stands of different successional stages. *Plant and Soil*, 356(1-2), 331–339.
- Vacek, S. & Matějka, K., 2003. Vegetation changes in beech and spruce stands in the Orlické hory Mts. in 1951–2001. *Journal of Forest Science*, 49(10), 445–473.
- Van Calster, H. et al., 2008. Diverging effects of overstorey conversion scenarios on the understorey vegetation in a former coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management*, 256(4), 519–528.
- Van Calster, H. et al., 2007. Management driven changes (1967–2005) in soil acidity and the understorey plant community following conversion of a coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management*, 241, 258–271.
- Verheyen, K. et al., 2012. Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology*, 100(2), 352–365.
- Veverková, A., 2010. *Sledování dlouhodobých změn lesní vegetace za použití historických fytoecologických snímků*. Bakalářská práce, Katedra botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze.
- Veverková, A., 2013. *Lesní vegetace Českého krasu mezi režimy tradičního hospodaření a novodobou ochranou*. Diplomová práce, Katedra botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze.
- Vittoz, P. & Guisan, A., 2007. How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. *Journal of Vegetation Science*, 18(3), 413–422.

- Wiegmann, S. & Waller, D., 2006. Fifty years of change in northern upland forest understories: Identity and traits of “winner” and “loser” plant species. *Biological Conservation*, 129(1), 109–123.
- Wild, J., Neuhäuslová, Z. & Sofron, J., 2004. Changes of plant species composition in the Šumava spruce forests, SW Bohemia, since the 1970s. *Forest Ecology and Management*, 187(1), 117–132.
- Woods, K.D., 2000. Dynamics in late-successional hemlock-hardwood forests over three decades. *Ecology*, 81(1), 110–126.
- Zelený, D. & Schaffers, A.P., 2012. Too good to be true: pitfalls of using mean Ellenberg indicator values in vegetation analyses M. Palmer, ed. *Journal of Vegetation Science*, 23(3), 419–431.

7 Přílohy

Tab. I: Zastoupení jednotlivých svazů v souboru

Tab. II: Posun vegetačních svazů na jednotlivých plochách

Tab. III: Zařazení jednotlivých snímků do asociací, svazů a vegetačních skupin

Tab. IV Fidelity druhů k původním (z let 1957 – 1968) a novým fytocenologickým snímkům

Tab. V Hlavičková data původních ploch – první část

Tab. VI Hlavičková data původních snímků – druhá část

Tab. VII Hlavičková data nových snímků